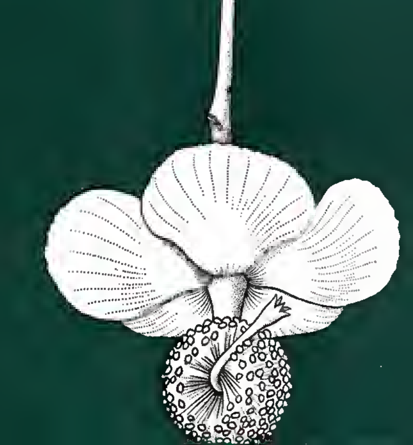
ADANSONIA

Tome VI
fasc. 1
1966



MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ADANSONIA

TRAVAUX PUBLIÉS
AVEC LE CONCOURS
DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
SOUS LA DIRECTION DE

H. HUMBERT
Membre de l'Institut
Professeur honoraire

A. AUBRÉVILLE
Professeur

Nouvelle Série

TOME VI

FASCICULE 1

1966

PARIS
LABORATOIRE DE PHANÉROGAMIE
DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
16, rue de Buffon, Paris (5e)

SOMMAIRE

Rédacteur Principal
A. LE THOMAS
Assistante

La publication d'un article dans Adansonia *n'implique nullement que cette Revue approuve ou cautionne les opinions de l'auteur.*

AIMÉE CAMUS

1er MAI 1879-17 AVRIL 1965

par J. LEANDRI

A notre époque, où la botanique systématique et floristique tend à devenir elle aussi l'apanage du personnel des Institutions scientifiques, où l'extension des grandes villes recule, pour les citadins, jusqu'à les rendre inaccessibles, les stations de plantes spontanées, nous ne devons pas oublier que les botanistes « amateurs » ont, au siècle dernier, rendu à la Science des services éminents. Ils ont constitué l'armature de la Société botanique de France, et plusieurs d'entre eux étaient des maîtres. Leur dernier groupe vient de voir l'un de ses représentants les plus remarquables, Aimée CAMUS, quitter ce monde. Sa perte est particulièrement ressentie par le Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, auquel elle a été si longtemps attachée. Ses travaux avaient contribué dans une large mesure à la renommée de notre établissement. Se déplaçant très mal depuis deux ans, et ne pouvant plus se rendre au Muséum, elle avait dû, avec quel déchirement, renoncer à poursuivre ses travaux, en particulier ceux qu'elle avait entrepris sur les Graminées. Elle nous a quittés pour toujours le 17 avril dernier.

Elle était la fille d'un des meilleurs botanistes parisiens du siècle dernier, E. G. CAMUS (1852-1915), dont ma génération a eu entre les mains tant d'ouvrages excellents, en particulier sur les Orchidées et sur les hybrides. Dès son jeune âge, elle s'intéressait aux études auxquelles son père avait donné tant d'efforts et d'application. Elle avait fait ses études secondaires au cours dirigé par Mme MOROT, femme d'un botaniste très connu, directeur du « Journal de Botanique », et qui avait lui aussi, longtemps travaillé au Muséum. Aimée CAMUS devait suivre plus tard les cours de Gaston BONNIER à la Sorbonne, ceux de Van TIEGHEM au Muséum. Ce dernier maître lui donna le goût de l'anatomie systématique, où elle devait exceller plus tard.

Déjà, son père n'hésitait pas à l'associer à ses travaux (1904). Ils devaient publier en collaboration bien des notes intéressantes sur des sujets variés : plantes à essences ou à parfums, Lavandes, Menthes, Basilics, *Popowia*; ou ornementales, Cyprès subspontanés, florule de Saint-Tropez... La plus entière communion existait aussi entre Aimée CAMUS et sa sœur Blanche, l'artiste qui a si bien su rendre sur le portrait que vous voyez ici l'expression du visage de la grande botaniste. Toujours prête à sacrifier ses projets personnels aux études auxquelles s'était vouée une compagne aux sentiments éprouvés au long de toute une vie, elle n'hésitait pas, lorsque Aimée CAMUS exprimait le désir d'étudier les Orchidées



de la chaîne pyrénéenne, parmi lesquelles elle espérait découvrir de nouveaux hybrides, à se joindre à elle. Aimée CAMUS pouvait ainsi améliorer le grand ouvrage dont elle voulait donner une édition définitive après la mort de leur père en 1915. Cette exploration devait leur faire parcourir les sommets de toute la chaîne, de la Méditerranée à l'Atlantique.

De son côté, Aimée CAMUS devait à son tour accompagner sa sœur dans un voyage en Orient et en particulier en Turquie, où devait se réaliser le projet longtemps caressé de fixer sur la toile les sujets si colorés de ces pays lumineux. Elle y trouvait elle-même l'occasion de récoltes botaniques pleines d'intérêt, animées par des péripéties auxquelles il fallait s'attendre dans un pays où la réforme de Moustapha KEMAL venait d'imposer des règles de vie toutes. nouvelles

La carrière scientifique d'Aimée CAMUS comprend deux grandes périodes, l'une où après avoir collaboré avec son père, elle a continué ses travaux, la seconde d'inspiration personnelle.

Son œuvre touche à la fois aux flores tempérées et aux flores tropicales, à la recherche pure et appliquée, et à ce qu'on appelle la « vulgarisation » où elle sut toujours éviter la banalité, garder l'exactitude et la méthode qui étaient parmi ses meilleures qualités. Elle a été un de nos confrères les plus laborieux, ayant écrit plusieurs centaines de notes, et une douzaine d'ouvrages d'importance considérable.

Nous devons faire ici un choix très limité parmi ses travaux. En 1904 et 1905, E. G. et A. CAMUS avaient déjà donné en collaboration une grande « Classification et Monographie des Saules de France et d'Europe », 2 volumes in 8° et un atlas in-folio de 60 planches, avec 1 257 figures. Comme l'écrivait Charles FLAHAULT, c'était là une entreprise hardie. « Ceux qui ont tenté de préciser la valeur spécifique de toutes les formes observées sur le vif dans certains districts montagneux, qui en ont examiné les variations saisonnières, n'ont pas besoin d'avoir recours aux hybrides pour admettre avec M. J. ANDERSSON, que les Saules sont bien « botanicorum crux et scandalum »... « On sait avec quelle prodigalité les Saules forment des hybrides. Leur étude est d'autant plus délicate que des formes hybrides sont souvent multipliées et plantées par les agriculteurs loin de leur lieu d'origine ». E. G. et A. CAMUS pensent, avec le botaniste belge DUMORTIER, que les nectaires floraux fournissent ici les meilleurs caractères de classification. La mise à part des hybrides leur permet de voir que le polymorphisme des espèces est moins étendu qu'il ne semble au premier abord. Ils peuvent ainsi distinguer 14 sections parmi les Saules de France, sections différentes de celles adoptées par WIMMER, KERNER ou ANDERSSON et admises par F. PAX dans la première édition des *Pflanzenfamilien*. 130 pages sont consacrées aux hybrides. Le polymorphisme de ces derniers paraît d'autant plus accentué que les deux espèces qui leur ont donné naissance sont plus éloignées. Ils n'ont donc pas pu être placés dans la clef des espèces. Ils reçoivent deux noms, un nom simple et un nom composé rappelant les parents. Les hybrides paraissent moins nombreux en haute montagne, ce que l'on doit peut-être attribuer en partie à leur observation plus difficile.

L'année suivante, E. G. et A. CAMUS étendent leur travail à tous les Saules d'Europe, faisant la synthèse et la critique des travaux parus sur le genre depuis la monographie d'ANDERSSON de 1868, et traitant, en particulier, des espèces d'Europe boréale. L'étude des hybrides comprend dans ce second volume 180 pages. Un nouveau progrès est fait dans l'étude de ce genre difficile.

En 1908, tout en préparant d'autres travaux moins importants, Aimée CAMUS collabore encore avec son père à l'élaboration du grand ouvrage intitulé « Monographie des Orchidées d'Europe, d'Afrique septentrionale, d'Aise mineure et des provinces russes transcaspiennes. » Elle avait acquis une grande habileté dans l'exécution des coupes, et c'est elle qui a rédigé la partie anatomique de l'ouvrage. L'édition définitive — une édition provisoire avait été mise en circulation du vivant d'E. G. CAMUS en 1908 — ne devait paraître qu'en 1919, quatre ans après la mort du principal auteur. BERGON avait aussi collaboré à cet ouvrage, qui se signale particulièrement par l'importance accordée à la présentation des hybrides et à leur étude judicieuse.

E. G. CAMUS avait publié en 1884 une Monographie des Orchidées de France, et avait continué depuis cette époque à étudier ce groupe si remarquable. Il avait vu combien le cadre de ce premier travail aurait gagné à être élargi ,et avait cherché à le compléter par un examen étendu de toutes les Orchidées du bassin méditerranéen et de la steppe russe. L'étude morphologique, par laquelle E. G. et A. CAMUS font débuter leur nouvel ouvrage, a pour but de déceler et de faire apparaître les caractères systématiques. L'anatomie confirme en général la classification basée sur les caractères externes. C'est ainsi que les genres présentent des caractères anatomiques distinctifs chez les Cypripédiées, Aréthusées, Néottiées, Malaxiaées, Epipogonées, tandis que chez les Ophrydées, il est plus difficile d'en découvrir. Tous les organes sont soigneusement étudiés et dessinés par Aimée CAMUS : racines, tiges, rhizomes, feuilles, poils, faisceaux du bourgeon floral, étamines, rostelle (stigmate inférieur), ovaire. La systématique des deux sous-familles et des six tribus est examinée au long de plus de 450 pages, avec des descriptions détaillées et une abondante bibliographie, les variétés sont soigneusement distinguées, les hybrides de genres nommés suivant les principes mis au point par M. et T. MASTERS et R. A. ROLFE. L'ouvrage décrit ainsi 31 genres et une centaine d'espèces, avec leurs unités subspécifiques : ainsi l'*Orchis purpurea* Huds. a 17 formes et 2 sous-espèces reconnues. Les genres importants, *Orchis* (32 espèces) et *Ophrys* (13 espèces) sont présentés en tableaux destinés à faciliter leur étude ; celle de leurs hybrides et des hybrides intergénériques occupe une grande partie de l'ouvrage : *Orchiserapias*, *Orchiaceras*, *Loroglorchis* et autres, aux noms établis suivant la nomenclature de Masters.

En 1921 paraît l'Iconographie des Orchidées d'Europe et du bassin méditerranéen, 1 volume in-4° et un atlas in-folio, édition améliorée du même ouvrage.

En 1914, à la veille de la première guerre mondiale, Aimée CAMUS avait fait paraître encore une grande Monographie des Cyprès, ouvrage

de plus de 100 pages, avec 400 figures. Ce travail se distingue aussi par l'importance accordée à l'anatomie comme caractère systématique, et en particulier par les caractères distinctifs basés sur la coupe des ramilles, la présence de feuilles du type « cupressoïde » et « thuyoïde » et leur structure. Les *Chamaecyparis* Spach y étaient réunis aux *Cupressus* comme section; la seule différence constante qui les sépare étant dans les ponctuations aréolées du « tissu de transfusion » (éléments situés au voisinage des faisceaux libéro-ligneux). Aimée Camus reconnaissait 19 espèces, dont elle étudiait non seulement la morphologie externe et interne, mais la biologie et la culture.

C'est en 1912 qu'elle a commencé à donner une attention particulière à une autre famille qui devait devenir un de ses domaines de prédilection, les Graminées. Elle publiait alors, dans l'Encyclopédie économique de Sylviculture, un gros ouvrage de 350 pages, avec un atlas de 103 planches, sur le groupe des Bambusées, les géants de la famille, groupe qui avait déjà fait l'objet autrefois de recherches importantes de son père. Aimée Camus devait poursuivre l'étude des Graminées jusqu'à la fin de sa carrière, ne l'interrompant que pour la mise au point de ses autres grands ouvrages. Elle donnait en 1921 un intéressant travail sur les Andropogonées rudérales des régions tropicales à la « Revue de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale ».

Sans négliger d'autres pays, en particulier ceux qui se trouvaient alors sous la tutelle de la France, elle devait par la suite s'adonner avec prédilection à l'étude des Graminées malgaches : Erianthées, *Urelytrum*, *Dimeria*, Bambusées, avec les genres nouveaux *Perrierbambus*, *Hickelia*, *Pseudocoix*, *Hitchcockella*, *Arundinaria*, *Panicum*, avec la nouvelle section *Pseudolasiacis*, *Cephalostachyum*, *Brachiaria*, *Nastus*, *Paspalidium*, *Sacciolepis*, *Boivinella*, genre nouveau, *Digitaria*, *Lecomtella*, genre nouveau, *Isachne*, *Yvesia*, genre nouveau, *Sporobolus*, *Eragrostis*, *Pentaschistis*, *Danthonia* retenaient successivement ses efforts. Elle préparait en 1935 une nouvelle classification générale des Bambusées.

C'est au cours de cette période qu'Aimée Camus aborde encore la réalisation d'un nouveau grand ouvrage sur les Fagacées, qui devait l'écarter un peu des Graminées durant plusieurs années. Elle faisait alors paraître successivement : en 1929, les Châtaigniers *(Castanea* et *Castanopsis)*, 1 volume de texte et un atlas in-folio; de 1934 à 1954, les Chênes (Monographie du genre *Quercus*, 4 volumes [1] de texte et 3 volumes d'Atlas). Ces ouvrages de synthèse s'appuyaient sur une étude approfondie qui donnait lieu à la publication de nombreuses notes dans les Revues spécialisées de science pure ou appliquée. Il en allait ensuite de même pour le genre *Nothofagus* (les Hêtres de l'hémisphère austral), qui faisait l'objet d'un ouvrage distinct publié en 1951. Tous ces travaux sont caractérisés par une observation pénétrante, celle d'un esprit méthodique et précis. L'étude des hybrides reste au premier plan, de même que l'étude anatomique des espèces, dont beaucoup sont figurées pour la première fois. L'apparition

1. Le tome III avait dû être scindé en deux volumes en raison de son importance.

de ces importants ouvrages marque vraiment le début d'une période nouvelle dans notre connaissance de ce groupe capital au point de vue dendrologique, et elle est saluée avec une immense satisfaction par les botanistes et les praticiens, d'autant plus que le dernier tome comporte une mise à jour de ceux qui avaient été publiés quelques années auparavant.

Le travail de Mlle CAMUS, qui comprend, pour les Chênes, la description de 450 espèces et de 120 hybrides, pour les *Lithocarpus* celle d'environ 290 espèces, apporte des conclusions générales. Les deux groupes ont des affinités, mais aussi des différences très nettes. Le genre *Lithocarpus* présente plus d'affinités avec *Castanopsis* qu'avec *Quercus*.

La préparation de ces énormes ouvrages n'avait pas empêché Aimée CAMUS de poursuivre l'étude des Graminées malgaches. Elle décrivait encore le genre nouveau *Decaryochloa*, Bambou-liane à androcée disposé en deux verticilles contigus; le genre *Chasechloa*, confondu antérieurement avec les *Echinolaena* d'Amérique du Sud, et de nombreuses autres endémiques. Elle faisait ressortir les caractères agrostologiques particuliers de la flore du Domaine central, avec ses endémiques propres *Pseudocoix*, *Hickelia* et *Lecomtella*, tandis que l'Ouest et le Sud-Ouest ont en propre les genres *Sclerodactylon*, *Humbertochloa*, *Neostapfiella*, *Viguierella*, *Yvesia*, *Perrierbambus*.

Le massif du Marojejy, nouvellement exploré par le Professeur HUMBERT (1948-1951) révèle une flore agrostologique proche de celle du Tsaratanana, le grand massif du Nord voisin; mais on y retrouve des espèces dont l'aire s'étend jusqu'au sud-est de la Grande île. Cependant, beaucoup de Graminées du Centre s'y rencontrent à une altitude moins élevée que dans le reste de l'île. Seule la compétence unique d'Aimée CAMUS sur l'ensemble des Graminées malgaches pouvait permettre d'aboutir aussi rapidement à des conclusions importantes qui venaient augmenter l'intérêt scientifique de la belle monographie consacrée par le Professeur HUMBERT à ce massif, qui devait être constitué (1955) en Réserve naturelle intégrale.

C'est aussi d'après les récoltes de M. HUMBERT qu'Aimée CAMUS devait préciser les caractères et les affinités du genre *Chasechloa;* elle portait aussi l'effectif des Panicoidées-Boivinellées à 3 genres endémiques, *Boivinella*, *Cyphochlaena* et *Perulifera*[1]. Les Andropogonées en ont un, *Lasiorhachis*. Les *Pooideae* ont de même le genre *Viguierella*, de l'Itasy et de l'Ouest, les Eragrostées, le *Sclerodactylon;* les Zoysiées, le *Decaryella;* les Chloridées les *Neostapfiella* et *Pterochloris;* les Bambusoidées ont les endémiques *Perrierbambus*, *Hitchcockella*, *Hickelia*, *Decaryochloa*. Le genre *Lecomtella* reste sans affinités bien marquées.

Dans des domaines plus limités, le genre *Pœcilostachys* confirme ses affinités avec *Oplismenus* (Panicoïdées); d'autres genres non endémiques resserrent les liens entre la flore malgache et celles de l'Afrique du Sud et de l'Est. L'*Eleusine africana* Kennedy, distingué depuis peu, en Afrique,

1. La validité de cette sous-tribu a donné lieu récemment à certaines objections.

de l'*E. indica*, est commun à Madagascar, tandis que le véritable *indica* n'y est peut-être que naturalisé.

Les recherches d'Aimée CAMUS sur les Graminées malgaches ne resteront pas inachevées. Elles sont d'ores et déjà continuées par un de nos meilleurs agrostologues, M. J. BOSSER, de l'Institut de Recherche Scientifique de Madagascar (ORSTOM), qui consacre tous ses efforts à la mise au point de cette famille au point de vue de la science pure et appliquée.

Dans un exposé même succinct des travaux d'Aimée CAMUS sur les Graminées, il est impossible de passer sous silence les recherches qu'elle a poursuivies avec le Professeur A. de CUGNAC sur les hybrides de Bromes, et qui abordent des points essentiels de la physiologie de l'espèce. Divers hybrides expérimentaux ont été obtenus, et comparés aux formes spontanées, dont certaines comme *Bromus grossus* Desf. ou *B. arduennensis* Dumort. sont en voie de disparition.

Un des talents d'Aimée CAMUS était l'aptitude à mettre à la portée des débutants et des amateurs les résultats, parfois difficilement accessibles, des études scientifiques. Elle a rédigé deux des volumes les plus estimés de la petite collection de poche « l'Enclyclopédie pratique du naturaliste » celui sur la flore des marais, des lacs et des étangs (1921), et celui sur les arbres, arbustes et arbrisseaux d'ornement (1923). Les illustrations sont heureusement choisies et exécutées, le texte clair et précis comporte à la fois une mise au point scientifique et des données pratiques ou pittoresques. Ces petits ouvrages tirent leur intérêt de la compétence de l'auteur sur beaucoup des sujets traités, qui en fait autre chose qu'une compilation ou un manuel scolaire.

Bien que la renommée d'Aimée CAMUS soit due surtout à son œuvre systématique, elle n'a pas négligé non plus la morphologie et la biologie, et l'on a d'elle des travaux sur l'anatomie de divers organes, sur le mode de chute des inflorescences, des épillets et des fleurs, sur les nervures tessellées des Graminées, la soudure des cotylédons des Fagacées. Rappelons aussi ses travaux originaux sur les Monocotylédones aquatiques, sur les Cypéracées, et sa substantielle contribution à la « Flore générale de l'Indochine » dirigée par les Professeurs LECOMTE, puis HUMBERT et AUBRÉVILLE. Elle a publié d'importants travaux de botanique appliquée, en particulier sur les variétés de riz d'Indochine et sur les prairies malgaches, et rédigé des études intéressantes sur l'histoire de la Botanique, en particulier sur les agrostologues français en Amérique du Nord.

Plusieurs fois lauréate de l'Institut et de la Société botanique de France, Correspondant du Muséum depuis 1921, elle avait reçu en 1958 le titre très rarement décerné d'Associé de notre maison. Elle était Chevalier de la Légion d'honneur, et faisait honneur à son pays.

Après avoir enrichi à plusieurs reprises l'herbier du Muséum, elle lui a donné la grande collection constituée par son père et par elle-même, riche d'environ 400 paquets et 50 000 spécimens. Cette collection constitue une documentation de premier ordre et renferme plusieurs types et des séries de doubles de grands botanistes, en particulier de LÉVEILLÉ.

Nous saluons avec émotion la mémoire d'Aimée CAMUS et ressentons douloureusement la perte que fait en elle la science française.

∴

PRINCIPALES PUBLICATIONS DE MLLE A. CAMUS (1)

1904

A. et E. G. CAMUS. — Classification des Saules d'Europe et Monographie des Saules de France, 1 vol. 8°, 386 p., 1 atlas 4° de 33 pl., Paris, Lechevalier.

— Même titre, in Journ de Bot. **18** : 177-233, 245-296, 367-372, 373-379

1905

A. et E. G. CAMUS. — Suite du même titre, *ibid.* **19**, 1-2; 13-24.

— Suite du même titre, *ibid.* 3; 25-36.

— Suite du même titre, *ibid.* 4 *bis :* 37-52.

— Suite du même titre, *ibid.* 5 *bis :* 53-62.

— Classification et monographie des Saules d'Europe. Tome **II**, 1 vol. 8°, 287 p., atlas 4°, 20 pl., Paris, Lechevalier.

— Classification des Saules d'Europe et monographie des Saules de France (suite). Journ. de Bot. **19**, 8 *bis :* 101-112, 9 *bis :* 115-124.

1906

A. et E. G. CAMUS. — Classification des Saules d'Europe et monographie des Saules de France (suite), Journ. de Bot. **20**, 1 *bis*-6 *bis :* 1-72 et 7 *bis*-12 *bis :* 73-116.

1908

E. G. et A. CAMUS et P. BERGON. — Monographie des Orchidées de l'Europe, de l'Afrique septentrionale, de l'Asie mineure et des provinces russes transcaspiennes, Pet. 4° autogr., 484 p., 32 pl., litho., Paris, Lechevalier.

1909

A. CAMUS. — *Potamogeton* nouveaux de l'Asie orientale. Notulae systemat., Paris, **1** : 85-89, 2 fig.

1910

— Note sur le genre *Typha*. Notulae Syst. **1** : 271-273.

— *Aponogeton* asiatique nouveau. *Ibid.* **1** : 273-274, 1 fig.

— Contribution à l'étude des espèces asiatiques du genre *Juncus*. *Ibid.* : 274-283, 1 fig.

A. et E. G. CAMUS. — Étude sur le *Mespilodaphne pretiosa*. Bull. Scient. et Indust. Mais. Roure-Bertrand, 3e s., 2, Grasse.

— Étude botanique des Basilics cultivés. *Ibid.*

1. Cette liste comprend 377 publications. Les articles très courts ou n'intéressant que certains praticiens n'ont pas été cités.

1911

— Étude botanique des Menthes cultivées. Bull. Sci. et Ind. Maison Roure-Bertrand Fils, Grasse, 3e s., 4.

1912

A. Camus. — Note sur les espèces asiatiques du genre. *Aponogeton.* Notulae syst., Paris, **2**: 202-204.
— *Isachne* nouveau de l'Asie orientale. *Ibid.*: 205.
— Note sur les *Paspalum* de l'Asie orientale, *Ibid.*: 216-224.
— Notes sur quelques *Panicum* de l'Asie orientale. *Ibid.*: 246-253.
— et E. G. Camus. — Étude botanique de deux Cyprès subspontanés ou plantés en France. Bull. Scient. et Ind. Maison Roure-Bertrand, 3e s., 5, Grasse.
— Florule de Saint-Tropez et de ses environs immédiats, Paris, 38 p.

1913

A. Camus. — Espèces et variétés de Riz de l'Indochine. Supp. au Journ. Agric. trop., Paris, 8°, p. 1-146.
— Les Bambusées. Encycl. écon. de sylvic., 350 p., atlas de 103 pl., Paris, Lechevalier.
— et E. G. Camus. — Le *Popowia caprea.* Bull. Sci. et Ind., Maison Roure-Bertrand, Grasse, 3e s., 6.

1914

A. Camus. — Les Cyprès (genre *Cupressus*). Monographie. Systématique. Anatomie. Biologie. Culture. Principaux usages, Paris, Lechevalier, 106 p. 4°, 424 fig., 4 pl.
— *Aponogeton* nouveau de l'Annam. Notulae syst. **3**: 84.
— *Ichnanthes* nouveau de l'Asie méridionale. *Ibid.*: 84-85.
— Note sur les espèces asiatiques du genre *Eremochloa. Ibid.*: 85-90.
— Un nouvel *Apocopis* de l'Asie méridionale. *Ibid.*: 83.

1918

— Note sur les Orchidées de la vallée de Thorenc. Riviera scientif., 5e ann., 1 : 14-17, Nice.
— Le *Typha provincialis (T. angustata* x *latifolia).* A. Camus dans les Alpes maritimes. *Ibid.*, 5e ann. **3**: 88-90.

1919

— Note sur le genre *Mnesithea* Kunth (Graminées). Bull. Mus. **25** : 56.
— Note sur deux espèces nouvelles d'Andropogonées (Graminées). *Ibid.* : 33.
— Graminées nouvelles de l'Asie orientale. *Ibid.* : 202.
— Quelques espèces nouvelles de graminées d'Asie. *Ibid.* : 284.
— Espèces et variétés nouvelles de Graminées asiatiques. *Ibid.* : 367.
— Note sur le *Lophaterum gracile* Brongn. (Graminées). *Ibid.* : 497.
— Variétés nouvelles de Graminées de l'Asie orientale. *Ibid.*: 497.
— Espèces et variétés nouvelles de Graminées de l'Asie orientale. *Ibid.*: 669.
— Note sur le *Vetiveria zizanoides* Stapf. *Ibid.*: 673.
— Note sur quelques Orchidées de Vence (Alpes-Maritimes) et de ses environs. Bull. Ass. Natur., Nice et Alpes-Maritimes, 6e ann., 1.

1920

— Note sur le genre *Themeda* Forsk. (Graminées). Bull. Mus. **26**: 266-273.
— Note sur la synonymie et la répartition géographique de quelques *Themeda. Ibid.*: 423-428.

— Un *Andropogon* nouveau de l'Asie orientale. *Ibid.*: 561.
— Notes sur quelques *Cymbopogon* odorants (Graminées). *Ibid.*: 562-566.
— Une espèce nouvelle de Bambou. *Ibid.*: 567.
— Note sur le genre *Pseudosorghum* A. Cam. *Ibid.*: 662-663.
— Note sur le genre *Neohusnotia* A. Cam. *Ibid.*: 664.
— Note sur le genre *Pseudovossia* A. Cam. *Ibid.*: 665.
— Un *Tripogon* nouveau de l'Asie orientale. Notulae Syst., Paris, **4**: 14.

1921

— Note sur l'*Aira Cupaniana* Guss. var. *incerta* Ces. Pas. et Gib. (Graminées). Bull. Mus. **27**, 1921 : 117.
— Note sur quelques espèces du genre *Cyrtococcum* Stapf. *Ibid.*: 118.
— Note sur quelques genres de Graminées. *Ibid.*: 369-371.
— Note sur les espèces asiatiques du genre *Schima* Forsk. *Ibid.*: 372-373.
— Deux Bambous nouveaux de l'Annam (en collaboration avec M. A. Chevalier). *Ibid.*: 450-454, 17 fig.
— Espèces et variétés nouvelles de Graminées asiatiques. *Ibid.*: 455-456.
— Les fleurs des marais, lacs et étangs, 16°, Paris, Lechevalier, 245 p., 91 fig., 100 pl., col.
— Étude botanique du *Lavandula Stoechas* L. et du *L. dentata* L. Bull. Scient. et Industr. Maison Roure-Bertrand Fils, Grasse, 4e s. oct., 4.
— et E. G. Camus. — Iconographie des Orchidées d'Europe et du Bassin méditerranéen, 1 vol. 4°, 1 atlas f°, Paris, 559 p., 133 pl.

A. Camus. — Les Andropogonées odorantes des régions tropicales. Rev. Bot. Appl. et Agric. Trop. **1**, **4**, déc. 1921 : 270-306.
— Notes sur quelques genres de Graminées. Ann. Soc. Linn., Lyon **68**, 10 : 197-208.

1922

— Un genre nouveau de Bambusées. Bull. Mus. **28**: 100.
— Note complémentaire sur une Graminée, le *Gigantochloa cochinchinensis* A. Cam. *Ibid.*: 381.
— Les affinités du genre *Neohouzeaua* A. Cam. Bull. Soc. Bot. Fr. **69**, 291.
— Note sur les genres *Lepturus* R. Br. et *Pholiurus* Trin. Ann. Soc. Linn. Lyon **69**: 86-90.
— Le *Cymbopogon pruinosus* Chiov. Rev. Bot. Appl. **2**: 440.
— Le *Zizania latifolia* Turcz., légume cultivé en Asie orientale. *Ibid.*: 465-470.
— Un légume sauvage peu connu. *Ibid.*: 513.

1923

— (En collaboration avec R. Hickel.) — *Castanopsis* nouveaux d'Indochine. Bull. Mus. **29**: 534-536.
— Fagacées nouvelles d'Indochine : genre *Quercus* L., *Ibid.*: 598-601.
— Fagacées nouvelles d'Indochine : genre *Pasania* Oerst. *Ibid.*: 602-606.
— Note sur le genre *Schizachyrium* (Graminées). Ann. Soc. Linn. Lyon **70**: 87-91.
— Note sur le genre *Eccoilopus* Steudel (Graminées). *Ibid.*: **70**: 92-93.
— Les arbres, arbustes et arbrisseaux d'ornement; in-16°, Paris, Lechevalier, 268 p., 100 fig., 96 pl. col.

1924

— Contribution à la connaissance de quelques Graminées. Bull. Mus. **30**: 106-108.
— Espèces nouvelles d'*Arundinaria* malgaches. *Ibid.*: 384-396.
— *Perrierbambus*, genre nouveau de Bambusées malgaches. Bull. Soc. Bot. Fr. **71**: 697.
— Graminées nouvelles des Comores et de Formose. Bull. Mus. **30**: 513-514.

— Espèces nouvelles d'*Erianthées* malgaches. Bull. Soc. Bot. Fr. **71** : 1182.
— Le x *Typha provincialis* A. Cam. Ann. Soc. Linn. Lyon **71** : 57-58.
— Un *Urelytrum* nouveau de Madagascar. Bull. Soc. Bot. Fr. **71** : 1090.
— Espèces nouvelles de *Dimeria* malgaches. Bull. Soc. Bot. Fr. **71** : 1060.
— Genres nouveaux de Bambusées malgaches. C. R. Acad. Sci. **179**, 9.
— *Hickelia* et *Pseudocoix*, genres nouveaux de Bambusées malgaches. Bull. Soc. Bot. Fr. **71** : 899.
— Le genre *Sclerostachya* A. Cam (Graminées). Ann. Soc. Linn. Lyon **71** : 103-106.

1925

— *Hitchcockella*, genre nouveau de Bambusées malgaches. C. R. Ac. Sc. 10 août 1925 : 253.
— Le genre *Nastus* Juss. Bull. Soc. Bot. Fr. **72** : 22-27.
— Le ganre *Cephalostachyum* à Madagascar. *Ibid.* : 84-88.
— Espèces nouvelles de *Digitaria* malgaches. *Ibid.* : 153.
— *Boivinella*, genre nouveau de Graminées. *Ibid.* : 174.
— *Isachne Perrieri* A. Cam., espèce nouvelle de Madagascar. *Ibid.* : 306.
— *Brachiaria* et *Panicum* nouveaux de Madagascar. *Ibid.* : 369.
— *Panicum Flacourtii* A. Cam., espèce nouvelle de Madagascar. *Ibid.* : 449.
— Sur la répartition géographique des Bambous à feuilles caduques de Madagascar. *Ibid.* : 541.
— *Andropogon Isaratananensis* A. Cam., Graminée nouvelle de Madagascar. *Ibid.* : 591.
— *Sacciolepis*, *Panicum*, *Brachiaria* et *Boivinella* nouveaux de Madagascar et des Comores. *Ibid.* : 619.
— *Paspalidium* et *Panicum* nouveaux de Madagascar. *Ibid.* : 706.
— Contribution à l'étude des Graminées fourragères cultivées dans l'Inde. Rev. Bot. Appl. et Agric. Colon. **5** : 376.
— Graminées nouvelles d'Extrême-Orient. Bull. Mus. **31** : 205-208.
— Sur quelques Graminées d'Indochine. *Ibid.* : 329.
— Une Graminée nouvelle pour la Chine. *Ibid.* : 330-331.
— Sur quelques Graminées d'Indochine employées dans la brasserie. Rev. Bot. Appl. et Agric., col. **5** : 594.
— Caractéres et affinités des genres *Boivinella* A. Cam. et *Cyphochlaena* Hackel (Graminées). *Ibid.* : 389-393.
— *Lecomtella* genre nouveau de Graminées malgaches C. R. Acad. Sci., 26 oct. 1925 : 567.

1926

— Graminées nouvelles de Madagascar. Bull. Soc. Bot. Fr. **73** : 401-406.
— Nouvelles espèces malgaches des genres *Aristida* et *Sporobolus*. *Ibid.* : 434-436.
— Un Cyprès nouveau du Tassili. Bull. Mus. **32** : 101.
— Note sur l'*Airopsis biflora* (Steudel) St Yves et A. Cam. *Ibid.* : 306.
— (en collaboration avec R. Hickel). — Fagacées nouvelles d'Indochine. *Ibid.* : 398-401.
— Le *Cupressus Dupreziana* A. Cam, Cyprès nouveau du Tassili. Bull. Soc. Dendrol. Fr. **58**, 15 mai 1925 : 44.
— *Panicum* nouveaux de la section *Pseudolasiacis* A. Cam. Bull. Soc. Bot. Fr. **73** : 974-977.
— Espèces nouvelles des genres *Digitaria* et *Isachne*. *Ibid.* : 914-917.
— *Yvesia*, genre nouveau, et espèces nouvelles de Graminées malgaches. *Ibid.* : 687-691, 1 fig.
— Le genre *Arundinaria* à Madagascar, *Ibid.* : 624-626.
— Le genre *Redfieldia* à Madagascar. *Ibid.* : 1023-1024.
— Sur quelques Orchidées des environs de Saint-Tropez. Riviera scientif., Bull. Assoc. Natural. Nice et Alpes-Maritimes **13** : 75-76

1927

— Une nouvelle Fumeterre hybride du Var. Bull. Soc. Bot. Fr. **74** : 434-435.
— *Eragrostis, Pentaschistis* et *Danthonia* nouveaux de Madagascar. *Ibid.* : **74** : 688-692.
— Graminées nouvelles de Madagascar. *Ibid.* : 631-635.
— *Peratifera*, genre nouveau de la tribu des *Boivinelleae*. *Ibid.* : 889-893, 1 fig.
— Quelques *Ophrys* intéressants des Alpes-Maritimes (Gattières, Carros et environs de Nice). *Ibid.* : 579-581.
— Un Bambou nouveau du Tonkin. *Ibid.* : 620-622.
— Un nouvel hybride d'*Acacia*. Bull. Soc. Dendrol. Fr. **64** : 68.

1928

(en collaboration avec R. Hickel). — *Castanopsis* nouveaux d'Indochine, in H. Lec. Notulae System. **4** : 122.
Pasania nouveaux d'Indochine. Bull. Mus. **34** : 363-366.
Sur la rachéole et le pédicelle des épillets dans le genre *Hordeum*. Bull. Mus. **34** : 113-114.
— Sur quelques Graminées de Nouvelle-Calédonie. *Ibid.* : 181-182.
— *Castanopsis* nouveaux. Bull. Soc. Bot. Fr. **75** : 698-699.
— Graminées nouvelles de Madagascar et de Nossi-Bé. *Ibid.* : 911-916.
— *Poecilostachys* nouveaux de Madagascar. *Ibid.* : 33-38.
— Rectification à une note sur les *Poecilostachys* de Madagascar. *Ibid.* : 728.

1929

— *Castanopsis* nouveaux de Chine. Bull. Mus. **35** : 165.
— Graminées nouvelles de Madagascar. Bull. Soc. Bot. Fr. **75** : 911.
— Quelques Graminées nouvelles pour la flore de l'Indochine. *Ibid.* : 552-555.
— Un hybride nouveau de *Bromus madritensis*, et de *B. maximus*. *Ibid.* : **76** : 596-597.
— Sur quelques Orchidées des Pyrénées. Riviera scientif. Bull. Ass. Natur. Nice **16** : 14-16.

1930

— Espèces asiatiques nouvelles du genre *Carpinus*. Bull. Soc. Bot. Fr. **76** : 966-969, 1 fig.
— Un x *Orchiserapias* nouveau pour la France. *Ibid.* : 1028-1030, 1 pl.
— Un nouveau *Gigantochloa* du Laos. *Ibid.* : 769-771.
— Les Châtaigniers *(Castanea* et *Castanopsis)*. Paris, Lechevalier, 605 p., 28 pl. 1 atlas.
— Anomalies florales chez le *Serapias lingua* L. Bull. Soc. Bot. Fr. **77** : 611-612.
— Graminées nouvelles de Madagascar. *Ibid.* : 638-641.
— Le genre *Pseudobromus* Schum. *Ibid.* : 511-513.
— *Pseudostreptogyne*, genre nouveau de Graminées. *Ibid.* : 476-479, 13 fig.

1931

— Sur quelques Chênes. Bull. Mus. **37** : 337.
— Les variétés françaises de l'*Hedysarum obscurum* L. *Ibid.* : 371.
— *Cœlachryum* nouveau de l'Afrique centrale. *Ibid.* : 546.
— Fagacées nouvelles d'Asie orientale. *Ibid.* : 688-691.
— Le *Triplachne nitens* Link. *Ibid.* : 161-162.
— Sur quelques Graminées. *Ibid.* : 759-761.
— Graminées nouvelles de Madagascar. Bull. Soc. Bot. Fr. **78** : 8.

— Espèces nouvelles du genre *Agrostis* provenant des Comores et de Madagascar. *Ibid.* : 34.
— Sur quelques Orchidées d'Orient. *Ibid.* : 66.
— *Decaryella*, genre nouveau de Graminées malgaches. *Ibid.* : 177.
— Sur quelques espèces de Bromes et leurs hybrides. *Ibid.* : 327.
L'*Orchiserapias pisanensis* dans le Var. Bull. bi-mens. Soc. Linn. Lyon. **10** : 101.
— Le genre *Bothriochloa* Kuntze. Ann. Soc. Linn. Lyon **76** : 162-165.
Sur quelques Saules hybrides. Bull. Assoc. Natural. Nice **18** : 34.
Sur quelques genres de Fagacées. Riviera scientif. **18** : 37-42.

1932

Sur une Graminée malgache. *Sclerodactylon macrostachyum*. Bull. Soc. Bot. Fr. **79** : 37-39.
— Sur une curieuse anomalie florale du *Calendula officinalis*. *Ibid.* : 93.
— Quelques espèces nouvelles de Chênes. Bull. Mus. **38** : 122-124.
— Quelques Chênes nouveaux de l'Ile d'Hainan et de la Péninsule malaise. *Ibid.* : 912-914.
— *Dendrocalamus birmanicus*, Bambou nouveau de Birmanie. *Ibid.* : 1044-1045.
— Sur quelques hybrides d'Orchidees. Bull. Soc. Bot. Fr. **79** : 833-834.
— Sur quelques Graminées de Madagascar et des îles voisines. *Ibid.* : 844-846.
— Sur quelques arbres et arbrisseaux. Quelques localités de Saules hybrides. Bull. Soc. Dendrol. de Fr. **81** : 5-7.

1933

— Hybrides nouveaux du genre *Bromus*. Bull. Soc. Bot. Fr. **80** : 38-39.
— Espèces et variétés nouvelles du genre *Quercus*. *Ibid.* : 353.
— Descriptions d'espèces nouvelles appartenant aux genres *Agropyrum*, *Cenchrus* et *Tristachya*. *Ibid.* : 773.
— Espèces nouvelles de Chênes .Bull. Mus. **39** : 88.
— Un *Panicum* nouveau du Congo, *P. Robynsii*. *Ibid.* : 336.
— *Chevalierella*, genre nouveau de Graminées congolaises. Rev. de Bot. Appl. et d'Agric. colon. **13** : 10.
— *Isachne Trochainii*, espèce nouvelle de Graminées d'Afrique tropicale. Bull. Mus. **39** : 250.
— Sur quelques hybrides d'Orchidées. Bull. Soc. Bot. Fr. **79** : 833.
— et A. de Cugnac. — Réponses à la note de M. Fouillade. *Ibid.* **80** : 495-499.

1934

A. Camus. — Sur quelques Graminées africaines. Bull. Mus. **40**, 1 : 98-99.
— Fagacées nouvelles de l'Asie orientale. *Ibid.* : 92-94.
— Un *Danthoniopsis* nouveau de l'Afrique tropicale. Rev. Bot. Appl. et Agric. Colon. **14** : 780.
— *Panicum ihosyense* A. Cam., espèce nouvelle de la section *Pseudolasiascis* A. Cam. Bull. Soc. Bot. Fr. **81** : 54-55.
— *Humbertochloa* A. Cam. et O. Stapf., genre nouveau de Graminées malgaches *Ibid.* : 467-471, 8 fig.
— Un x *Orchiserapias* nouveau pour la flore de France. *Ibid.* : 499-500, 4 fig.
— Sur la floraison du *Phyllostachys nigra* Munro. Riviera scient. **21** : 3.
— Les Chênes. Monographie du genre *Quercus*. Atlas. 1. Sous-genres *Cyclobalanopsis* et *Euquercus* sect. *Cerris* et *Mesobalanus*. 108 pl. et vol. expl., Paris, Lechevalier.
— Espèces nouvelles des genres *Stipa*, *Cenchrus* et *Digitaria*. Bull. Soc. Bot. Fr. **81**, 10 : 593-594.

— Quelques diagnoses de Fagacées. *Ibid.* : 814-818.
— Bambous nouveaux des îles Salomon. *Ibid.* : 758-760.
— Sur quelques Fagacées et Graminées. Riviera scientif. **21** : 44.

1935

— *Agropyropsis* A. Cam., genre nouveau de l'Afrique du Nord. Bull. Soc. Bot. Fr. **82** : 11-12.
— *Brachiaria fragrans* A. Cam., Graminée nouvelle de Madagascar. *Ibid.* : 22.
— *Ochlandra Perrieri* A. Cam., Bambou nouveau de Madagascar. *Ibid.* : 310-311.
— Sur les caractères donnés par le mode de chute de l'inflorescence, des épillets ou des fleurs, dans les Graminées de la flore française. Ann. Soc. Linn. Lyon **79** : 53-78.
— Classification des Bambusées. Archives Mus., vol. du Tricentenaire, **6**, 12 : 601-603.
— Les Chênes dans la production forestière indochinoise. Rev. Bot. Appl. et Agric. trop. **15** : 20-25.
— Sur quelques Fagacées. Bull. Soc. Bot. Fr. **82** : 437-439.
— Sur quelques Chênes. Riviera scientif., 4e trim. 1935, **22** : 66.
— Fagacées asiatiques nouvelles. Notulæ system. **5** : 72.

1936

— Les *Bambusoideæ* de Madagascar. C.R. du 69e Congr. Soc. Sav. : 143.
— Quelques Fagacées nouvelles de l'Inde et de l'Indochine. Bull. Soc. Bot. Fr. **83** : 343-345.
— *Lithocarpus Guinieri* A. Cam., Chêne nouveau du Cambodge. *Ibid.* : 419.
— La soudure des cotylédons dans le genre *Quercus*. Riviera scientif. **23** : 26-27, Nice.
— Diagnoses de quelques Graminées, *ap.* Hochreutiner, *Plantæ Hochr.*, Candollea **6** : 413.
— Les Chênes. Monographie du genre *Quercus*. Atlas, **II**. 184 pl. et vol. expl. des pl. 180 p.; anat.; 38 pl.
— et A. de Cugnac. — Sur quelques Bromes et leurs hybrides. IV. Deux espèces messicoles menacées de disparition : *Bromus (Serrafalcus) grossus* Desf. et *Bromus (Michelaria) arduennensis* Dumort. Bull. Soc. Bot. Fr. **83** : 47-68, 3 fig. 4 pl.
— et P. Jovet. — Sur les *Calamagrostis lanceolata* Roth. *C. epigeios* Roth. et leurs hybrides. Bull. Soc. Bot. Fr. **83** : 257-265, 2 pl.

1937

A. Camus et R. Viguier. — Riz flottants du Soudan. Rev. Bot. Appl. **17** : 201.
A. Camus. — La floraison du *Phyllostachys nigra*. Riviera scientif. **24** : 13.
— Fagacées nouvelles de l'Asie orientale. Bull. Soc. Bot. Fr. **84** : 176-177.
— Flagellariacées, Joncacées, in Humbert, Flore de l'Indochine, **6**, 7 : 934-945.
— *Nastus Humbertianus* A. Cam., Bambou nouveau de Madagascar. Bull. Soc. Bot. Fr. **84** : 286-287.
— Un curieux emploi des feuilles du *Citrus medica*. Rev. Bot. Appl. **17** : 298.
— et H. Gombault. — *Bromus bikfayensis*, espèce nouvelle du Liban. Bull. Soc. Bot. Fr. **84** : 310-312, 12 fig., 1 pl.
— Sur l'*Ophrys exaltata* Tenore. *Ibid.* : 279-281.
— Quelques notes sur le genre *Quercus*. Riviera scientif. **24** : 27-30.
— Biologie florale de quelques *Echium*. Bull. Soc. Bot. Fr. **84** : 451-457, 11 fig.
— Sur la répartition du *Cœlachyrum oligobrachiatum* A. Cam. Bull. Mus. sér. 2, **9**, 43 : 338.
— A. Guillaumin, et autres. — Contribution à la flore des Nouvelles-Hébrides. Bull. Mus. 2e s. **8** : 283, 1 pl.

1938

A. Camus. — Les Chênes. Monographie du genre *Quercus*. 1 vol. 684 p., (1936-1938). Paris, Lechevalier.
— Quelques notes sur la flore de France. Bull. Mus. Paris 2e s., **10** : 121-125.
— Fagacées nouvelles de l'Asie orientale. Notulæ system. **6,** 4 : 178-185.
— Les *Aegilotriticum (Aegilops* x *Triticum)* de la flore française. Riviera scientif. **25** : 14-16.
— *Quercus Ilex* L. et espèces asiatiques avec lesquelles il a été confondu C.R. Congrès Soc. Sav. Nice, 3 p.
— Un *Tristachya* nouveau du Soudan méridional. Bull. Soc. Bot. Fr. **85** : 556.
— Graminées recoltées en A.O.F. par M. Michel de Wailly. *Ibid.:* 603-605.
— Sur quelques Fagacées nouvelles. *Ibid.:* 653-655.
— Sur la floraison des Bambous. Riviera scientif. **25** : 16-20.

1939

— Fagacées d'Asie orientale. Bull. Soc. Bot. Fr. **86** : 155-156.
— et R. Gombault. — Sur quelques Saules de Syrie et du Liban. *Ibid.:* 135-140.
A. Camus. — Les Chênes (tome II). Monographie du genre *Quercus*, sous-genre *Euquercus*, sections *Lepidobalanus* et *Macrobalanus*. Paris, 830 p., 59 fig.

1940

— Sur quelques Graminées. Bull. Soc. Bot. Fr. **87** : 82-84.

1941

— *Castanopsis* nouveau du Cambodge. Bull. Mus. sér. 2, **13** : 479-480.
— Description des épillets et biologie florale du *Briza maxima* L. Bull. Soc. Bot. Fr. **88** : 10.
— et M. Gougerot. — Localités intéressantes de la region méridionale. *Ibid.:*15.

1942

A. Camus. — Sur quelques Chênes du Mexique. Bull. Mus. sér. 2, **14** : 88-89.
— *Naiadacées, Potamogétonacées, Aponogetonacées* in Flore Gén. d'Indochine, **6** : 1210-1227.
— Fagacees asiatiques nouvelles. Bull. Mus. sér. 2, **14,** 357-360.
— La soudure des cotylédons dans le genre *Lithocarpus* Blume. *Ibid.:* 461-462.
— et R. Gombault. — Sur quelques Saules de Syrie et du Liban (suite). Bull. Soc. Bot. Fr. **89** : 21-30, 22 fig. 2 pl. h.t.

1943

A. Camus. — Le glume des épillets latéraux dans le genre *Lolium* et les glumes dans les hybrides x *Festulolium*. Bull. Mus. sér. 2, **15** : 237.
— *Cephalostachyum Chevalieri* A. Camus, Bambou de l'Indochine. Bull. Soc. Bot. Fr. **90** : 74-75.
— *Lithocarpus* nouveaux de l'Annam. *Ibid.:* 84-85.
— Le genre *Vulpia* Link dans la flore française. Not. Syst. **11** : 124-132.
— Le genre *Melica* L. dans la flore française, Bull. Soc. Linn. Lyon, **4,** déc. 1943, 60-62.
— Espèces et variétés nouvelles du genre *Lithocarpus*. Bull. Soc. Bot. Fr. **90** : 198-201.

1944

Chloris Humbertiana A. Cam., espèce nouvelle de Madagascar. Bull. Soc. Bot. Fr. **91** : 63-64.

— Le genre *Neostapfiella* A. Cam. Not. Syst. **11** : 189-192.
— Le genre *Dictyochloa* A. Cam. *Ibid.* : 192-196.
— et A. de Cugnac. — Un *Festulolium* expérimental nouveau : x *Festulolium Colini (Lolium tennulentum* x *Festuca pratensis)*. Bull. Soc. Bot. Fr. **91** : 16-19.

1945

— Un nouvel hybride du genre *Bromus*. Bull. Soc. Bot. Fr. **91** : 79-80.
— Deux espèces voisines du *Lithocarpus Kunstleri*. *Ibid.* : **92** : 9-10.
— Graminées nouvelles de Madagascar. *Ibid.* : 50-53.
— Sur la présence de nervures tessellées dans les feuilles de Graminées. Bull. mens. Soc. Linn. Lyon **14** : 70.
— Sur deux genres de *Bambusoideæ*. *Ibid.* : 185.
— Combinaisons nouvelles. Notulæ System. **12** : 85.
— Espèces nouvelles du genre *Panicum*, sous-genre *Pseudolasiacis*. *Ibid.* : 86-88.
— et A. de Cugnac. — Un hydride interspécifique nouveau, *Bromus Laagi*. Bull. Soc. Bot. Fr. **91** : 172-174.

A. Camus. — Espéces et variétés nouvelles du genre *Lithocarpus*. *Ibid.* **92** : 82-84.

1946

— Produits des Chênes. Rev. Bot. Appl. et Agric. tropic. **25** : 24-37.
— Variétés et combinaisons nouvelles du genre *Lithocarpus*. Bull. Soc. Bot. Fr. **92** : 254.
— Le genre *Pseudobromus* Schum. à Madagascar. Notulæ Syst. **12** : 149-151.
— *Setaria*, *Dactyloctenium* et *Chloris* nouveaux de Madagascar. *Ibid.* : 151-156.
— Le *Bothriochloa panormitana* (Parlat). *Ibid.* : 189.
— Sous-espèce asiatique nouvelle du *Dactylis glomerata* L. *Ibid.* : 207-209.
— *Lepturus*, *Acroceras* et *Brachiaria* nouveaux de Madagascar. Bull. Soc. Bot. Fr. **93** : 86-89.
— A propos du *Tetragonolobus purpureus* Mœnch. Bull. mens. Soc. Linn. Lyon **15** : 85.

1947

— *Decaryochloa*, genre nouveau de Graminées malgaches. Bull. Soc. Bot. Fr. **93** : 242-245.
— Sur deux *Festulolium* récoltés dans le Sud-Ouest. Bull. Soc. Linn. Lyon **16** : 50-51.
— Fagacées nouvelles de la Péninsule malaise. Bull. Soc. Bot. Fr. **94** : 4-5.
— Graminées nouvelles de Madagascar. *Ibid.* : 39-42.
— Sur les Graminées des prairies de Madagascar. Rev. Bot. appl. et Agric. colon. **27**, 193-203 et 271-281.
— et R. Gombault. — Un Silène de Petra (Arabie). Bull. Soc. Bot. Fr. **93** : 124-126.

1948

A. Camus. — Sur les Graminées des prairies de Madagascar (fin). Rev. Bot. appl. et Agric. trop., **27**, 299-300 : 377-389.
— A propos de *Phelipaea lutea* Desf. *Ibid.* : 426-427.
— Observations sur le *Triticum dicoccoides* (Korn.) Sch. et l'*Hordeum ithaborense* Boiss. Rev. Bot. Appl. **28** (**303**-4) : 72-74.
— Fagacées nouvelles de l'Asie orientale. Bull. Soc. Bot. Fr. **94** : 270-272.
— Sur deux Chênes hybrides. *Ibid.* : 67-68.
— Le *Quercus Jenseniana* Handel-Mazzetti. *Ibid.* : 132.
— *Arthraxon* (Graminées) nouveau de Madagascar. *Ibid.* : 149-150.
— Les Chênes. Atlas, t. III. Monographie des genres *Quercus* (sect. *Erythrobalanus*) et *Lithocarpus*. 1 vol., planches et explication des planches, 1315 pp., 28 fig., + 165 p., pl. 237-522 et lix-xcvii.

1949

- — Sur le *Decaryella madagascariensis*. Notulæ Syst. **14**, 4 : 261-262.
- — *Eragrostis* nouveaux de Madagascar. *Ibid.:* 263-264.
- — Le *Salix pennina* Schl. dans les Hautes-Alpes. *Ibid.:* 267.
- — Sur quelques Chênes. *Ibid.:* 265-267.
- — Sur deux espèces asiatiques affines du genre *Quercus*. *Ibid.:* 262.
- — Les Graminées dans le Domaine central de Madagascar. Mém. Inst. Scient. Madag. B-1 : 101-112.
- — *Chasechloa* A. Camus, genre nouveau de Madagascar et de Nossi-bé. Bull. Soc. Bot. Fr. **95** : 329-331.
- — Le genre *Urelytrum* Hackel à Madagascar. *Ibid.* **95** : 301-302.
- — Sur quelques Fagacées et sur un Châtaignier nouveau. Rev. bot. appl. et Agric. tropic. **29** : 96-98.
- — Quelques Graminées nouvelles de Madagascar. Bull. Soc. Bot. Fr. **96** : 51-53.
- — *Monanthochloris*, Sous-genre nouveau de Graminées. *Ibid.:* 93-94.

1950

- — *Acroceras* et *Eragrostis* nouveaux de Madagascar. Bull. Soc. Bot. Fr. **96** : 166-167.
- — *Agrostis* et *Pœcilostachys* nouveaux de Madagascar. *Ibid.* **97** : 80-81.
- — *Arundinaria* et *Acroceras* de Madagascar. *Ibid.:* 84-85.
- — Sur deux Graminées de Madagascar. Bull. Mus. 2e sr., **22** : 296-297.
- — *Parahyparrhenia*, genre nouveau d'Andropogonées. *Ibid.:* 404-405.
- — Les espèces utiles du genre *Zizania* (Graminées). Rev. intern. Bot. appl., nº jan-fév., **30** : 327-328.
- — Sous-genre nouveau de Graminées malgaches : *Chloris* Swartz subg. *Pterochloris* A. Cam. Bull. Soc. Bot. Fr. **97** : 227-228.

1951

- — Les *Arthraxon* (Graminées) de Madagascar. Bull. Soc. Bot. Fr., **98** : 35-36.
- — Le genre *Nothofagus*, hêtres de l'hémisphère austral. Rev. Bot. Appl. **31** : 71-84.
- — Sur les Graminées du massif de Marojejy et de ses satellites (Nord-Est de Madagascar) récoltées par le Professeur H. Humbert en 1948-49. Naturaliste malg., **3** : 79-85.
- — Deux *Lithocarpus* nouveaux du Laos. Not. Syst. **14**, 3 : 212-213.
- — *Andropogon* et *Nastus* nouveaux de Madagascar. *Ibid.*, 3 : 213-215.
- — *Chrysopogon Humbertianus*, espèce nouvelle de Madagascar. Bull. Soc. Bot. Fr. **98** : 252-253.
- — Le genre *Dichanthium* à Madagascar et dans les îles Mascareignes. Bull. Mus. sér. 2, **23** : 310-312.
- — Chênes nouveaux du Tonkin. *Ibid.:* 435-436.
- — Rapport pour l'attribution du Prix de Coincy. Bull. Soc. Bot. Fr. **98** : 233-234.

1952

- — Contribution à l'étude des Graminées du Maroc. Rev. bot. appl. et Agric. colon. **32** : 139-144.
- — Espèces du genre *Quercus* pouvant être introduites sur la Côte d'Azur. Riviera Scient., Bull. Assoc. natur. Nice, **37-39** : 1.
- — *Panicum* nouveaux de Madagascar. Bull. Soc. Bot. Fr. **99** : 63-65.
- — Graminées nouvelles de Madagascar et de la Réunion. *Ibid.:* 142-144.
- — *Cyrtococcum* nouveaux ce Madagascar. Bull. Mus. sér. 2, **24** : 402-403.
- — Contribution à l'étude de la flore de l'Asie orientale, Notulae System. **14** : 252-258.

1953

Graminées nouvelles de Madagascar et de la Réunion. Bull. Soc. Bot. Fr. **99**: 142-144.

— × *Orchiserapias* des Alpes-Maritimes et du Var. Riviera Scient. **40**: 7.

— Contribution à l'étude du genre *Peocilostachys* Hackel (Graminées). Bull. Soc. Bot. Fr. **100**: 20-24.

— Sous-genres et espèces nouvelles de Graminées malgaches. Bull. Mus., sér. 2, **25**: 342-344.

1954

— *Eragrostis* nouveaux de Madagascar. Bull. Soc. Bot. Fr. **100**: 353-355.

— *Poecilostachys*, *Oplismenus* et *Brachiaria* nouveaux de Madagascar. Natural. Malg. **5**, 2 : 145-148.

— *Acroceras*, *Brachiaria* et *Setaria* nouveaux de Madagascar. Bull. Soc. Bot. Fr. **101**: 28-30.

— Graminées nouvelles du mont Loma (Sierra Leone). Journ. Agr. Trop. et Bot. Appl. **1**: 210-213, 2 fig.

— Les Chênes, t. III (2 volumes). Monographie du genre *Quercus*, sous-genre *Euquercus*, sect. *Protobalanus* et *Erythrobalanus*, monographie du genre *Lithocarpus*, et *Addenda*. Paris, Lechevalier, 1314 pp., 28 fig.

— Étude du genre *Redfieldia* Vasey, américain et malgache. Notulae Syst. **15**, 1 : 7-10.

Les genres de Graminées endémiques malgaches. 8ᵉ Congr. Intern. Bot., Rapp. et Comm. **4**: 115-116.

1955

— Espèces (Fagacées, Bétulacées et Graminées) découvertes par Poilane en Asie orientale. Journ. Agric. trop. et Bot. appl. **1**: 394-406.

— Espèces et variétés nouvelles de Graminées malgaches. Bull. Soc. Bot. Fr. **104**: 394-397.

— Quelques Graminées nouvelles de Madagascar et de la Réunion. *Ibid.* **102**: 120-122.

— *Craspedorhachis*, *Agrostis* et *Bromus* nouveaux de Madagascar. Notulae Syst. **15**, 2 : 134-137.

— Andropogonées nouvelles du Cambodge et du Vietnam. Journ. Agri. trop. et Bot. appl. **2**, 3-4 : 200-203.

— Un *Phleum* nouveau du Liban. *Ibid.* **2**: 203-204.

— Contribution à l'étude de la flore méditerranéenne. Riviera Scient. **42**: 1.

Chasechloa A. Camus, genre de Graminées malgaches. Mem. Inst. Scient. Madag. B-5 : 201-204.

1956

— Quelques Graminées de Madagascar et de l'île Maurice. Bull. Soc. Bot. Fr. **102**: 347-349.

— *Loudetia* et *Sporobolus* nouveaux de Madagascar. *Ibid.*: 532-534.

— Contribution à l'étude du genre américain *Leptosaccharum* (Graminées). *Ibid.* **103**: 142-147.

— Le genre *Viguierella* A. Cam. et Stapf. et une sous-tribu nouvelle. *Ibid.*: 272-274.

— Graminées nouvelles des genres *Craspedorhachis*, *Agrostis* et *Bromus*. Notulae System., **15**: 134-137.

— Les Graminées du massif du Marojejy et de ses avant-monts. Mem. Inst. Scient. Madag. B-6 : 245-251, 2 fig.

— Notes sur quelques Fagacées. Journ. Agric. trop. et Bot. appl. **3**, 1-2 : 82-86.

— Le genre *Quercus* dans les Alpes-Maritimes et le Var. Riviera scient. 1955-56, **3**: 18.

1957

Une nouvelle espèce du genre *Heteropholis* Hubb. *Ibid.:* 475-477.

— Sections et espèce nouvelle du genre *Panicum*. *Ibid.:* 612-614.

Contribution française à l'étude des Graminées de l'Amérique du Nord au XVIII[e] siècle et dans la première moitié du XIX[e]. Colloque intern. C.N.R.S. Paris 11-14 sept. 1956 : 107-121.

— Contribution à l'étude des Graminées du Cambodge et du Vietnam. Bull. Mus. sér. 2. **29** : 186-189.

— Contribution à l'étude des Graminées de Madagascar. *Ibid.:* 274-281.

— *Tristachya* et *Cyrtococcum* nouveaux de Madagascar. Bull. Soc. Bot. Fr. **104** : 160-161.

Un *Bromus* hybride des dunes du Cotentin. Bull. Mus. sér. 2. **29** : 184-185.

— *Petrochloris* (Graminées), genre nouveau de Madagascar. *Ibid.:* 349-350.

— *Bromus* hybrides de la flore française. Bull. Jard. Bot. État, Bruxelles : **27** : 479-485.

— *Schizostachyum*, *Cyrtococcum* et *Sacciolepis* (Graminées) nouveaux de Madagascar. Bull. Soc. Bot. Fr. **104** : 281-282.

1958

— Espèces, sous-espèces et variétés nouvelles de Graminées malgaches. Bull. Soc. Bot. Fr. **105** : 244-246.

— Sur quelques *Panicoïdeae* de Madagascar. *Ibid.:* 247-249.

Eragrostis nouveau du Tibesti. Mem. Inst. Rech. Sahar., Univ. Alger **4** : 97-98.

1959

— Sur un *Cupressus* relique de la flore du Tassili. Journ. Agric. trop. et Bot. appl. **6** : 766-767.

— Graminées hybrides de la flore française (genre *Bromus* excepté). Bull. Jard. Bot. État, Bruxelles. **28** : 1958 : 337-374.

— Quelques *Loudetia* de la flore malgache. Bull. Soc. Bot. Fr. **106** : 20-22.

— *Acroceras*, *Tripogon* et *Panicum* nouveaux de Madagascar. *Ibid.:* 212-215.

— Section, espèces et sous-espèces nouvelles de Graminées malgaches. *Ibid.:* 337-340.

— *Schizachyrium*, *Poecilostachys* et *Panicum* de Madagascar. Notulae System. **15** : 410-415.

1960

— Espèces et sous-espèces nouvelles de Graminées malgaches. Bull. Soc. Bot. Fr. **107** : 205-208.

— Sur quelques Graminées malgaches. *Ibid.:* 209-211.

Les Graminées dans l'œuvre de PERRIER DE LA BATHIE. Notulae System. **16**, 1-2 : 54-60.

— Espèces et variétés nouvelles du genre *Cynodon*. *Ibid.* 3-4 : 323-324.

1961

— Sur quelques Graminées de Madagascar. I. Le genre *Humbertochloa*. II. Description de *Panicoideae* malgaches. Bull. Soc. Bot. Fr. **108**, 3-4 : 158-163.

— Albert LEMÉE, 1872-1961. Adansonia n.s. **1**, 2 : 145-149, 1 portr.

HANS ULRICH STAUFFER : 1929-1965

par H. Hürlimann

Le 22 août 1965 s'est éteint, après une maladie cruelle et sans espoir, le botaniste suisse Hans Ulrich Stauffer, docteur es-sciences, privat-docent à l'Université de Zurich. Notre science a perdu avec lui un chercheur de grande valeur. Doué d'un esprit lucide et pénétrant, plein d'enthousiasme et de persévérance, fidèle serviteur de la science, n'acceptant pas de compromis pour ce qui concernait la priorité absolue de la recherche, travailleur dévoué jusqu'à l'épuisement mais ne craignant pas d'exiger catégoriquement ce qu'il estimait essentiel pour ses travaux, faisant montre d'une rare confiance envers ses amis et collègues — confiance née de sa propre honnêteté, de sa foi —, profondément attaché à sa famille et à sa patrie — telle est l'image que nous gardons de cet homme qui vient de nous quitter à Aarau à l'âge de 36 ans, au début d'une carrière académique promise à de brillants succès.

Il y a moins de deux ans, il m'envoyait de Nouméa une lettre remplie du bonheur de l'ardent chercheur qui se trouve en présence des objets de sa curiosité : les *Exocarpos*, *Dænikera*, *Amphorogyne*, qui nous intéressaient tous deux. Il était parti quelques mois auparavant pour un voyage d'un an autour du monde, à la recherche des Santalacées et des familles apparentées qu'il s'était proposé d'étudier de façon monographique, et dont il voulait voir les espèces dans leurs stations naturelles le plus complètement possible. Ayant commencé ses études botaniques à l'Université de Zurich en 1950, il s'intéressait à la systématique et à la biologie de l'ordre des Santalales depuis 1953 et avait publié plusieurs travaux d'ordre morphologique et taxonomique jusqu'en 1961; parmi eux, sa thèse « Revisio Anthobolearum » (1959) qui revêt un caractère presque encyclopédique : intitulée « une étude morphologique comprenant la géographie, la phylogénie et la taxonomie », elle traite aussi bien de la biologie des plantes étudiées, que de leur écologie, de leur valeur économique etc. C'était là l'idéal de Stauffer : la synthèse des faits décelés par un travail de détail patient et minutieux, et c'est à ce but élevé que son voyage devait contribuer. Esprit méthodique, il avait dressé son programme de publications jusqu'en 1970, prévoyant des monographies pour tous les genres importants de la famille des Santalacées; ce programme devait trouver son point culminant dans une monographie de la famille entière par genres. La mort, hélas, a coupé court à ce dialogue entre un chercheur doué et la nature, un an seulement après son retour de ce grand voyage.

Mais il faut que j'évoque un autre aspect de la personnalité de Hans Ulrich STAUFFER. Son premier contact avec la nature tropicale avait eu lieu en Afrique centrale, lors d'une expédition scientifique au massif volcanique des Virunga. STAUFFER n'avait pas encore terminé ses études, mais son enthousiasme pour tout ce qui vivait, son dévouement l'avaient suffisamment recommandé auprès du chef de l'expédition le grand géologue Arnold HEIM, de près de 50 ans son aîné, pour qu'il eût été choisi comme botaniste de cette mission. Est-ce dans les parcs nationaux de l'ancien Congo Belge qu'il a entendu l'appel décisif de la Création souffrante, en détresse devant l'expansion sans limites de l'homme moderne oubliant ses propres origines modestes? Cet appel, il l'avait pressenti dans sa patrie déjà, et par la suite, il devait lui prêter sa voix jusqu'à la fin de sa vie, d'une manière ferme et habile à la fois, avec des accents qu'on ne pouvait pas ignorer.

C'est dans son canton natal d'Argovie qu'il s'est érigé lui-même son plus beau monument, en réussissant avec ses amis à protéger le paysage le long de la rivière Reuss contre la menace d'intégration dans les plans de développement technique existant partout. Ce fut une lutte longue et dure! Pour ses concitoyens, STAUFFER n'était pas le botaniste replié sur lui-même, impuissant à s'échapper de sa spécialité. Ils le connaissaient bien mieux comme défenseur intrépide et infatigable de la cause de la conservation, comme guide dans les excursions qu'il conduisait dans ce paysage fluvial unique, comme éloquent avocat dans les conférences qu'il donnait, dans les négociations qui suivaient et qui aboutissaient finalement au référendum général dans le canton d'Argovie, approuvant la protection de cette zone contre des interventions indésirables.

Un autre aspect de sa personnalité? Soit, mais ici encore, nous retrouvons, sur un plan plus élevé, le besoin de synthèse qui poussait STAUFFER : l'incorporation des faits dans un ensemble plus important, l'incorporation de la science dans la vie humaine de chaque jour, et cela non pas comme servante, mais comme élément dominant, comme maîtresse! Il n'y a aucun doute pour moi que cette idée directrice aurait été essentielle dans son activité universitaire, puisqu'il avait été chargé, entre autres, d'enseigner la conservation botanique scientifique. Il ne reculait jamais devant ce qu'il considérait comme un devoir — comment aurait-il pu le faire ici, devant une urgence chaque jour plus évidente?

Cher ami! Il ne nous reste aujourd'hui qu'à nous incliner devant la force de ta conviction et devant ton noble humanitarisme qui te faisaient accepter des responsabilités que bien d'autres auraient refusées!

LE PROFESSEUR LUCIEN HAUMAN
(2 JUILLET 1880 - 16 SEPTEMBRE 1965)

par A. AUBRÉVILLE

La Belgique et la Science viennent de perdre un de leurs plus remarquables serviteurs : le Professeur Lucien HAUMAN, dont la vie s'est achevée le 16 septembre dernier à Ixelles, faubourg de la capitale belge.

Au nom de tous les botanistes français ses amis, je voudrais dire ici combien nous ressentons cette perte et combien nous admirions en lui l'homme et le savant. Ma propre carrière, faite pour la plus grande partie outre-mer, mon passé de forestier, me désignent pour la tâche de faire l'éloge d'un grand voyageur, auteur de longs séjours dans des continents éloignés, d'un des plus brillants représentants modernes de la Botanique systématique, de la floristique lointaine, et de leurs applications pratiques.

Né à Ixelles le 2 juillet 1880, Lucien HAUMAN avait eu une formation d'agronome; il avait été reçu Ingénieur de l'Institut de Gembloux. Il avait ensuite fait ses débuts scientifiques comme Assistant du Professeur BORDET, prix Nobel, universellement connu pour ses études sur le microbe de la coqueluche et sur la réaction spécifique de la syphilis. Sous un tel maître, HAUMAN devait développer ses qualités de précision et de méthode si indispensables en microbiologie, mais non moins importantes dans la discipline à laquelle cette Revue est consacrée. Ses goûts le portaient vers la recherche géographique et floristique, et il acceptait volontiers une chaire à la Faculté des Sciences agronomiques et vétérinaires de l'Université de Buenos-Aires, où il devait assurer jusqu'en 1925 l'enseignement et les recherches.

C'est là qu'il devait publier une série impressionnante de travaux sur la flore et la végétation de la République Argentine. Nous ne pouvons énumérer ici ces travaux : ils forment les éléments d'un ensemble resté classique. Ils ont inauguré une ère nouvelle dans la connaissance phytogéographique de l'Amérique du Sud tempérée, et les élèves qu'il a formés ont poursuivi et élargi la voie ouverte par lui.

Rentré en Europe quelques années après la fin de la première guerre mondiale, HAUMAN était nommé Professeur à l'Université de Bruxelles, où il devait enseigner de 1925 à 1950, mettant au service de son pays et des territoires africains dont celui-ci avait la charge, l'expérience acquise sous les climats quelque peu différents du Nouveau Monde.

L'intérêt pour les régions élevées de l'Afrique orientale, dont une grande partie se trouvait sous la tutelle de la Belgique s'était encore accru

depuis l'ascension des hauts sommets du Ruwenzori par le duc des Abruzzes, succédant à d'autres pionniers, et la publication des magnifiques photographies de Vittorio Sella. Le Professeur H. Humbert, mon prédécesseur au Muséum de Paris, le docteur A. D. Cotton, Conservateur de l'Herbier de Kew, le Professeur R. E. Fries, lui aussi ancien pionnier des recherches en Amérique du Sud tempérée ou montagneuse, parcouraient les chaînes bordant la Rift valley et décrivaient leurs Séneçons géants, leurs *Lobelia* arbustifs et tant d'autres curiosités bien propres à susciter l'enthousiasme des botanistes. Le Professeur Hauman devait apporter là aussi une contribution qui faisait accomplir des progrès remarquables à nos connaissances, et groupait souvent des données éparses en une doctrine cohérente.

Notre regretté collègue n'avait pas abandonné entièrement, au profit de ces recherches lointaines, l'étude de la flore belge, et montrait qu'elle pouvait offrir encore au botaniste zélé bien des faits intéressants à mettre en lumière.

La publication de la monumentale Flore du Congo devait encore fournir au Professeur Hauman l'occasion de montrer ses belles qualités de systématicien et de floriste dans l'étude de familles importantes. En outre il apportait l'appui de sa remarquable compétence à la direction des organismes qui avaient les responsabilités, parfois difficiles à mettre en harmonie, d'établir l'économie africaine sur des bases scientifiques, bases comprenant l'élaboration de cette Flore, et d'assurer d'autre part la protection de la Nature : il était membre des Comités de direction de l'I.N.E.A.C. (Institut national pour l'étude agronomique du Congo) et de l'I.P.N.C. (Institut des Parcs nationaux du Congo).

Nous avons connu le Professeur Hauman pendant la seconde partie de sa brillante carrière, et avons été vivement attiré par son enthousiasme, son caractère bienveillant et serviable, toujours prêt à faire profiter ses collègues et les jeunes de ses connaissances, clairement présentées dans des termes originaux, parfois pittoresques ou attrayants. Nous avons été témoin des efforts qu'il a déployés pour la fondation et le développement de l'A.E.T.F.A.T., Association pour l'étude taxinomique de la flore d'Afrique tropicale, de son rôle lors du premier Congrès de l'Association à Bruxelles en 1953, de sa joie de voir naître et grandir cet organisme si utile.

Travailleur infatigable, il a laissé une œuvre scientifique comprenant plusieurs centaines de titres. D'une extrême modestie, il ne semblait pas se rendre compte de sa propre valeur. Bon et affable, il n'avait que des amis. Trait particulier, il n'était pas confiné dans sa spécialité et possédait des connaissances étendues non seulement dans d'autre branches des sciences, mais en littérature et en art, surtout en peinture.

Pendant la seconde guerre mondiale, il avait dû à son attitude inflexiblement digne d'être emprisonné quelque temps en forteresse par l'autorité occupante.

Il avait reçu de nombreux témoignages de reconnaissance, d'affection ou d'estime. Le genre *Haumania* J. Léonard (Marantacées), qui compte

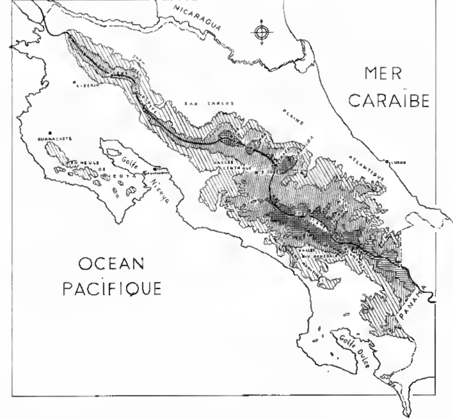
trois espèces d'Afrique tropicale, porte son nom, ainsi que de nombreuses autres espèces de plantes exotiques. Il avait reçu à sa retraite le titre de Professeur émérite, et était resté Professeur honoraire de l'Université de Buenos-Aires. Membre de l'Académie royale de Belgique et de l'Académie royale des Sciences d'outre-mer il était encore titulaire de nombreuses autres distinctions, parmi lesquelles nous citerons le titre de lauréat du Prix décennal de Botanique attribué par le Ministère de l'Éducation nationale de Belgique. C'est un botaniste éminent qui nous a quittés. Il faisait honneur à son pays et jouissait à l'étranger d'une très grande réputation. Tous ses amis français regrettent très vivement la perte qu'ils font en lui.

LE COSTA RICA
QUELQUES ASPECTS DU PAYS, DE SON CLIMAT, DE SA VÉGÉTATION ET DE SA FLORE

par A. Aubréville

Le Costa Rica est un petit pays tropical de l'Amérique centrale, grand comme huit départements français (51 000 km²), qui s'étire entre le Nicaragua et Panama, entre les latitudes N. 11° et 9°30', sur une longueur maximum de 1 250 km. La plus petite largeur, mesurée entre le port de Limon sur la mer caraïbe et Dominical sur l'océan pacifique est de 125 km. La population comptait 868 000 habitants en 1952 d'après l'Atlas de 1953, en grande majorité de race blanche, soit une densité de 17,3 habitants par km². Elle s'accroît rapidement, le taux de natalité étant un des plus forts au monde (44,2/1000). La capitale San José est une ville de 160 000 habitants, située à peu près sous le 10° lat. N; sur un plateau d'une altitude de 1 170 m. dominé par le volcan Irazu de 3 432 m. La température moyenne annuelle de 19°7 en rend le séjour agréable.

Ce petit pays resserré entre deux océans et au relief très montagneux a des climats et une végétation variés, selon l'exposition à l'influence dominante de l'un ou de l'autre océan, et suivant l'altitude. Son axe dans une direction générale N.W. - S.E. est une suite de cordillères : cordillère volcanique de Guanacasté jalonnée par les volcans Orosi, Rincon de la Vieja, Miravalles; cordillère volcanique centrale où se dressent les volcans les plus élevés, Poas (2 704 m), Barba (2 906 m), Irazu, le plus haut (3 432 m), Turrialba (3 328 m), les volcans Poas et Irazu étant toujours en activité; ces deux grandes chaînes volcaniques se prolongent jusqu'au Panama par la cordillère de Talamanca; celle-ci non volcanique, d'origine oligocène, soulevée au pliocène, culmine au Mont Chiripo (3 820 m), le plus haut sommet du Costa Rica. La ligne de partage des eaux qui suit les axes de ces chaînes, sépare en deux parties approximativement égales, le bassin de l'Atlantique et celui du Pacifique. Entre la cordillère centrale et la cordillère de Talamanca s'étend un haut plateau qui reçoit le nom de vallée centrale, où se concentre la plus grande partie de la population et la majeure partie de son activité économique. Les cités les plus importantes s'y trouvent, la capitale, San José, entourée des villes d'Alajuela, Hérédia et Cartago. Ce plateau central est relié par deux chemins de fer : au port de Limon sur la mer caraïbe et au port de Puntarenas sur l'océan pacifique. Indiquons encore que la route inter-américaine qui relie l'Amérique du nord à l'Amérique du sud, traverse le Costa Rica, dans sa longueur, en



Carte 1. — Costa Rica. Orographie et lignes de séparation des versants atlantique et pacifique.

demeurant sur le versant pacifique du pays, elle passe par la vallée centrale à San José, puis traverse la cordillère de Talamanca, et redescend vers les plaines du Golfe Dulce en direction de Panama.

Une longue et haute barrière montagneuse se dresse donc dans l'axe du pays s'opposant à la libre circulation des masses d'air océanique venant des secteurs Est ou Ouest. Son influence sur les climats est évidemment essentielle, d'autant plus qu'à ces latitudes de 10° environ, la mer caraïbe est entièrement dans la zone des alizés de l'océan atlantique. Sur la côte caraïbe les alizés soufflant du secteur N-E prédominent. Toute leur humidité océanique amène la formation d'un écran nuageux épais, et de fortes pluies quasi-permanentes. Le versant atlantique reçoit généralement plus de 2 m de pluie et une grande partie des plaines littorales sont arrosées par 3 à 5 m de pluie. Au contraire des effets de fœhn se produisant de l'autre côté de la ligne faitière des chaînes montagneuses,

la pluviosité y est moindre. Lorsque l'on traverse les montagnes du versant Est au versant Ouest en allant par exemple de Turrialba (600 m alt.) siège de l'Institut interaméricain de sciences agricoles de l'Organisation des États américains (I.I.C.A.) à la capitale San José, on passe généralement des nuages, de la pluie et des brouillards à un temps ensoleillé.

Il y a donc deux types très nets de climats au Costa Rica, celui du versant atlantique et celui du versant pacifique.

Le premier est caractérisé par une pluviosité élevée (2-5 m) et permanente. Il n'y a pas de véritable saison sèche écologique. L'indice des saisons pluviométrique est 12-0-0 ou 11-1-0. Cependant il existe un rythme climatique. Le maximum de la pluviosité est très marqué au mois de décembre. Il est dû à la manifestation de vents froids soufflant en bourrasques du nord, de la mi-octobre à février. On les nomme les « temporales de l'Atlantico ». Dès qu'ils soufflent la température s'abaisse et des pluies tombent jour et nuit, durant plusieurs jours de suite, parfois 10-15 jours dit-on. Lorsqu'ils s'arrêtent, les alizés du N.E, les « nortes » soufflent à nouveau et le temps s'éclaircit, la luminosité, la visibilité deviennent passagèrement très bonnes.

Le versant pacifique ressent encore, mais d'une façon atténuée, ces « temporales ».

Le régime pluviométrique de la façade atlantique en dehors du maximum très élevé de décembre, est encore marqué par un second maximum relatif en juillet, et par deux ralentissements des pluies en mars et en septembre. Régime de pluviosité permanente à 2 maxima et 2 minima, il ressemble au régime classique équatorial des pluies, mais étant sous la dépendance des alizés, des vents d'hiver du Nord et de l'orographie, il n'a que l'apparence d'un vrai régime équatorial de pluviosité qui à ces latitudes de 10° ne peut plus exister. D'autre part, la différence caractéristique du vrai climat tropical entre une saison très pluvieuse et une nette saison sèche étant peu accusée ici, nous préférons appeler ce type de climat non pas tropical, mais pseudo-équatorial.

Le régime pluviométrique du versant pacifique est moins uniforme, aussi nous y distinguons plusieurs climats. Ils ont en commun : un indice pluviométrique toujours fort, parfois très élevé, une saison sèche hivernale s'opposant avec netteté à une très forte saison des pluies, et un maximum de pluviosité très fort toujours au mois d'octobre. Maximum des pluies en décembre : versant atlantique; maximum en octobre : versant pacifique. La séparation se lit sans hésitation possible dans les statistiques. Le régime du versant pacifique est un régime tropical, mais cependant perturbé par l'intervention de vents marins du Pacifique sud auxquels sont dues les fortes pluies du mois d'octobre.

Les secteurs du Pacifique ne sont plus exposés à l'influence prédominante ni des alizés atlantiques du Nord-Est, ni des « temporales » de la mer Caraïbe, étant abrités par les cordillères. Une saison sèche hivernale plus ou moins aride et longue se constate donc de décembre à avril, pouvant compter de 3 à 5 mois éco-secs (moins de 30 mm de pluie). Il lui succède de la fin de mars au début de mai une période de calme, d'échauf-





Pl. 1. — De haut en bas : Paysage de la côte pacifique. Dominical. — Mangrove à *Pelliciera*, côte pacifique.

fement de la terre et de formation de nuages volumineux, cumulus et cumulo-nimbus, d'où averses et quelques orages, correspondant au passage zénithal du soleil à ces latitudes. A la fin du mois de mai et durant le mois de juin, l'air équatorial chaud et humide remontant du Sud atteint le Costa Rica, en suivant la marche ascendante du soleil dans l'hémisphère Nord. Il refoule les alizés du Nord-Est d'où des orages fréquents et mauvais temps général.

Après le solstice de juin, le temps s'améliore. En juillet, en août se présentent sur le versant pacifique quelques courtes périodes de 4-6 jours sans pluie. C'est la période des « veranillos ». Un ralentissement des pluies s'observe en juillet-août (septembre dans le versant atlantique). En septembre-octobre une branche déviée de l'alizé austral du Pacifique qui a franchi l'équateur, souffle du Sud-Ouest sur le littoral du Pacifique donnant de très abondantes pluies qui dans les statistiques se manifestent par le fort maximum d'octobre.

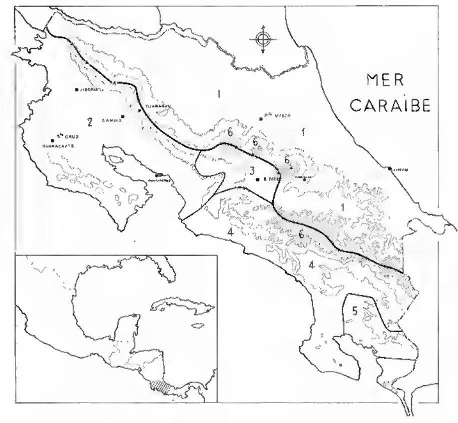
Suivant l'importance des indices pluviométriques et la durée de la saison sèche hivernale, il est possible de subdiviser le climat du versant pacifique du Costa Rica. Du Nord au Sud, de la frontière du Nicaragua à celle de Panama nous distinguerons :

2. Climat tropical semi-aride de Guanacasté

La pluviosité est forte ou très élevée, atteint ou dépasse 2 m. Les stations les moins arrosées Sta Anna et Liberia reçoivent encore respectivement 1 549 et 1 680 mm de pluie. La saison éco-sèche dure 4 et parfois 5 mois; de décembre à mars-avril. Ce secteur climatique est le plus sec de tout le Costa Rica. Nous verrons qu'il lui correspond des types de forêt sèche décidue. Nous ne disposons pas de statistiques de l'humidité atmosphérique et par conséquent du déficit de saturation qui nous permettraient d'apprécier le degré d'aridité de la saison sèche de Guanacasté. La température moyenne mensuelle à basse altitude approche de 29° en mars-avril. Il est donc probable que l'aridité est très forte à cette saison. Elle est certainement accrue par l'influence desséchante de vents de foehn violents descendant de la cordillère de Guanacasté. Nous avons visité cette région précisément au mois de mars. Je retrouvais l'impression de l'Afrique soudanaise quand en hiver souffle l'harmattan saharien de l'Est, fraîcheur agréable le matin de bonne heure à laquelle succèdent les heures très chaudes de la mi-journée. Et ceci explique comment en dépit d'indices pluviométriques de 1,5 m à plus de 2 m, la végétation forestière est ici du type sec décidu.

3. Climat tropical humide d'altitude de la vallée centrale et des pentes ouest des Cordillères volcaniques

Sur le plateau central, la saison sèche hivernale est encore très marquée, avec 3-4 mois éco-secs comme dans le secteur précédent, mais l'altitude abaissant la température, il est probable que le déficit de satu-

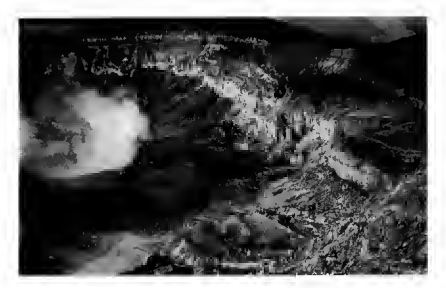


Carte 2. — Le Costa Rica dans l'Amérique caraïbe. — Costa Rica. Esquisse des divisions bioclimatologiques.

ration est atténué, et qu'en conséquence cette saison sèche est moins aride sur le plateau que dans les plaines littorales. Le maximum de la température moyenne à San José (1 050 m alt.) n'est que de 20° 5 en mars-avril. La saison est très agréable pour l'homme, mais on arrose les plantations de caféiers. La pluviosité est élevée ou très élevée en général, 2 à 3 m de pluie.

Nous ne disposons que des statistiques d'humidité de San José. Le déficit de saturation qui au mois d'octobre est très faible, avec 2,1 mm, à l'époque du maximum de pluviosité est plus que doublé en mars-avril avec 4,8 mm, ce qui n'est cependant qu'une valeur moyenne pour une saison sèche tropicale.

Les mois secs d'hiver reçoivent un peu plus de pluie dans des secteurs limitrophes de la vallée centrale où l'on ne compte plus qu'un mois éco-sec.



Pl. 2. — Cratère du volcan Poas.

4. Climat tropical humide des plaines et collines, au sud de la Cordillère de Talamanca

Il ressemble beaucoup au précédent, avec sa saison sèche atténuée de janvier à mars, mais avec une pluviosité plus forte de 3 à 4 m, exaltée au maximum d'octobre avec 600-800 mm.

5. Climat pseudo-équatorial de Golfito

L'influence des vents marins du Sud-Ouest s'accentue fortement dans le secteur des plaines entourant le golfe de Golfito. La pluviosité devient considérable avec plus de 5 m d'eau annuelle. Il y a encore un ralentissement des pluies de janvier à mars, mais on ne saurait parler de véritable saison sèche écologique. La pluviosité quasi permanente rappelle le régime équatorial des pluies, c'est pourquoi le rythme étant plus équatorial que tropical, nous appellerons encore ce type de climat « pseudo-équatorial ».

6. Climats tropicaux de haute altitude

Nous avons peu de statistiques de stations de haute altitude. A Sanatorio Duran (2 337 m), sur les pentes orientées à l'ouest du volcan Irazu, la pluviométrie est encore du type pacifique, mais nettement moins forte que sur le plateau central. Elle n'est que de 1 483 mm, le maximum d'octobre est atténué quoique net. A Villa Mills (3 002 m), dans la Cordillère de Talamanca, la pluviométrie est encore du type du





Pl. 3. — De haut en bas : Paysage de pré-bois et de pâturages sur les pentes du volcan Irazu. — La forêt détruite du volcan Irazu, lors des récentes éruptions de cendres.

versant Pacifique, et relativement plus basse que sur le littoral (2 803 mm au lieu de 3-4 m dans les plaines et collines).

Quant au régime pluviométrique, le climat est donc du type tropical humide. La température évidemment s'abaisse. La moyenne annuelle de Sanatorio Duran est de 15°1, avec un maximum de la température moyenne mensuelle de 15° 8 et un minimum de 14° 5.

Les climatologues ont tendance à considérer de tels climats comme équivalents à des climats de la zone tempérée, en raison de ces moyennes thermiques très atténuées. Nous nous sommes refusés à admettre cette assimilation, car le rythme thermique, comme le rythme de la lumière, sont toujours tropicaux et non tempérés; ils sont sous la dépendance évidente de la latitude, qui est tropicale. Remarquons que l'amplitude thermique est très faible partout au Costa Rica à basse comme à haute altitude. A El Cairo (versant atlantique, 94 m) elle est de 2° 3, à Turrialba (versant atlantique, 602 m) 2° 5, à San Tomé (versant pacifique, 1 150 m) 1° 7, à Sanatorio Duran (versant pacifique, 2 337 m) 1° 3. On ne peut qualifier de tempérés des climats où la différence thermique entre le mois le plus chaud et le mois le plus froid est aussi faible.

Les climats de haute altitude dans la zone tropicale ne sont pas des climats tempérés (de la zone tempérée) mais des climats tropicaux d'altitude, quand bien même la température moyenne mensuelle est basse ou relativement basse.

RÉGIONS NATURELLES

Les régions naturelles sont définies par la situation géographique, l'orographie, le bioclimat et les types de végétation, ces derniers associés généralement à des types floristiques.

Personnellement, nous ne connaissons pas tout le Costa Rica, et comme d'autre part les formations végétales si variées de ce pays sont encore trop mal connues nous ne pouvons prétendre présenter ici une étude complète et équilibrée des diverses régions naturelles. Notre propos sera donc de décrire quelques exemples des types de végétation du Costa Rica que j'ai eu la possibilité de voir grâce au Département forestier de l'I.I.C.A. de Turrialba qui m'a aussi aimablement communiqué sa documentation [1].

La flore du Costa Rica est très riche, mais elle demeure encore imparfaitement connue. D'après la *Flore du Costa Rica* de P. C. Standley (1937-1940), on dénombre 6 085 espèces. Leur répartition géographique entre les diverses régions naturelles demandera encore beaucoup d'inventaires pour être précisée dans le sens de l'étude chorologique. On indique d'après Standley que 2 899 espèces seraient endémiques au Costa Rica, que 723 originaires de l'Amérique du Sud atteindraient leur limite nord dans

1. Je dois tout particulièrement adresser mes vifs remerciements à Mr. Budowski, chef de ce Département, et à son collaborateur Mr. Veillon.





Pl. 4. — De haut en bas : Restes de la forêt dense humide des plaines atlantiques, détruite pour étendre les pâturages. Région du Rio Sarapiqui. — La forêt primaire du Rio Raventazon.

ce pays contre 574 centrées au Mexique et en Amérique centrale qui auraient à l'inverse leur limite sud au Costa Rica.

Nous nous en tiendrons à ces informations sommaires, en citant toutefois encore les familles les plus importantes par le nombre de leurs espèces. Les Orchidées tiennent la tête de liste avec 955 espèces et 122 genres. Le Costa Rica produit d'admirables Orchidées. Beaucoup d'amateurs les cultivent dans leurs jardins et leurs maisons. Viennent ensuite :

Pipéracées :	537 espèces	2 genres
Légumineuses :	325 —	88 —
Composées :	300 —	101 —
Graminées :	283 —	96 —
Rubiacées :	251 —	69 —
Mélastomatacées :	213 —	37 —
Broméliacées :	152 —	16 —
Solanacées :	129 —	21 —
Cypéracées :	122 —	17 —
Aracées :	121 —	20 —
Euphorbiacées :	112 —	28 —
Acanthacées :	105 —	36 —

La forêt superhumide des grandes plaines du bassin atlantique

Elle s'étend sur des étendues considérables entre les collines de piémont des Cordillères et la mer Caraïbe. Elle est peu pénétrable faute de route. Il est en réalité impossible d'avoir une idée de sa superficie, du fait de son peu d'accessibilité et de l'absence de cartes. La seule vraie route indiquée sur la carte traverse la Cordillère centrale entre les volcans Poas et Barbas par un col à l'altitude de 2 000 m, et descend le cours du rio Sarapiqui jusqu'à Puerto Viejo dans les plaines qui s'étendent jusqu'au Nicaragua et à la mer. J'ai eu l'occasion de visiter la forêt aux environs de Puerto Viejo. Forêt humide sempervirente bien certainement puisqu'elle reçoit 3 m d'eau au moins par an et jusqu'à 5 m en approchant de la mer et du Nicaragua. Avant d'accéder à une partie intacte de la forêt, à l'extrême limite d'une piste « jeepable », on ne peut manquer d'être surpris par la grande étendue des défrichements, qui ici sont entrepris essentiellement pour faire des pâturages. Les herbages évidemment sont bien verts avec les arrosages quasi quotidiens, le bétail en bon état. De très grands arbres sont debout disséminés, respectés probablement en raison de la dureté de leur bois ou de leur grande taille : *Lecythis* géants, avec leurs énormes et lourdes marmites ligneuses à couvercle contenant les graines, accrochées à 30 m du sol, *Coumarouna*, *Ceiba pentandra* le fromager africain, ici dans sa véritable patrie.

Il n'est pas nécessaire de parcourir longuement la forêt pour avoir une bonne idée de sa composition principale. Une Légumineuse, le *Pentaclethra macroloba* (quebracho) domine manifestement. Ses fruits mûrs à



Pl 5. — L'Institut de Turrialba. I. I. C. A. et le déboisement des collines voisines.

mon passage, éclatent au soleil en projetant leurs graines avec un bruit sec. La régénération est très abondante. Le sous-bois est épais, mais facilement pénétrable. Les palmiers sont nombreux, grands Palmiers à racines-échasses, basses *(Iriartea gigantea)* ou hautes *(Socratea durissima)*, innombrables petits *(Geonoma, Asterogyne, Bactris)* mêlés à des Marantacées, Fougères, *Cyclanthus*, lianes de toutes sortes, sous-bois qui cache à quelques mètres de distance le tronc des grands arbres. Citons parmi ceux-ci une Méliacée, *Carapa guianensis* (cedro macho); des Légumineuses, *Coumarouma, Lonchocarpus; Lecythis* (caoba, olla de mono), *Ceiba*. Les familles arborescentes les plus abondamment représentées en nombre d'espèces sont les Légumineuses avec plusieurs petits arbres du genre *Inga*, puis les Moracées *(Pourouma)*, les Tiliacées *(Goethalsia, Apeiba)*. Les *Protium*, petits arbres de la famille des Burséracées, sont nombreux dans l'étage inférieur. Il faut noter des Lauracées, Myristicacées *(Virola)*, Euphorbiacées, Bombacacées, etc...; des arbres à racines échasses : *Cecropia, Protium, Bravaisia.*

Un botaniste africain ne peut manquer de faire un rapprochement entre le groupement typique à *Pentaclethra-Carapa* et les espèces homologues de ces deux genres de la forêt humide africaine qui affectionnent aussi les stations humides. Le *Ceiba* commun avec l'Afrique renforce l'impression. Cependant la comparaison ne peut aller au-delà.

Ce type n'est pas particulièrement grandiose, en dépit de la présence de quelques émergents géants mais dispersés. La pluviosité considérable n'apparaît pas être un facteur tellement favorable au développement des arbres en nombre et grandeur. En dépit aussi du sol argileux de plaine,

les systèmes radiculaires paraissent surtout superficiels. En revanche, la pluie permanente donne exubérance aux épiphytes, aux palmiers et aux lianes.

Il est difficile d'apprécier la valeur économique de cette forêt. Plusieurs espèces sont exploitées pour les scieries locales. Le volume utile peut être assez grand, si on réussit à utiliser des bois abondants, comme les quebracho *(Pentaclethra)*, caoba *(Lecythis)*, cedro macho *(Carapa guianensis)*, coton *(Virola)*, Copal *(Protium)*, etc...

Je n'ai pu savoir si ce type de forêt à *Pentaclethra* et *Carapa* couvrait de très grandes superficies dans ces grandes plaines superhumides.

La forêt de moyenne altitude du bassin atlantique

Je l'ai vue aux environs de Turrialba, et aperçue plusieurs fois dans les hautes vallées des rios Pacuare et Reventazon. L'accès non plus n'en est pas facile faute de chemins de pénétration. Le touriste peut la voir très commodément de loin du train qui joint Turrialba au port de Limon. La voie ferrée suit la rive gauche déboisée du Reventazon, tandis que la rive droite est encore boisée. De très beaux paysages de forêt de montagne et de très belles rivières torrentueuses aux eaux claires sont souvent visibles au Costa Rica. Les cimes des arbres près des cours d'eau sont chargées d'épiphytes, Broméliacées, Fougères, et souvent des guirlandes grises pendantes de la mousse espagnole (la Broméliacée, *Tillandsia usneoides*). A proximité des routes, le déboisement est généralisé, la forêt a fait place aux cultures de canne à sucre et aux plantations de caféiers. Sur le beau panorama que l'on découvre du plateau basaltique où est établi l'Institut de Turrialba, la forêt n'apparaît plus que dans les gorges du rio Reventazon et en petites taches sur les pentes des montagnes, conservées très provisoirement.

Près des rivières un très gros arbre, *Anacardium excelsum*, est très abondant. Un autre grand arbre, très proche des ormes, *Chaetoptelea mexicana (Ulmus mexicana)*, alors porteur de son nouveau feuillage en touffes de couleur beige est très décoratif. J'ai noté parmi les grands arbres, une Lythracée *(Lafoensia punicofolia)*, des Tiliacées *(Luehea Seemanii)*, Moracées *(Brosimum utile)*, Méliacées *(Cedrela mexicana, Guarea)*; Combrétacées *(Terminalia chiriquiensis* aux puissants contreforts ayant le port étalé de tous les *Terminalia* du monde), une Juglandacée *(Alfaroa costaricensis)*, des Lauracées, etc... Dans les sous-bois, la flore habituelle des *Heliconia*, Fougères, Sélaginelles, Mousses, Aroïdées, *Zamia*, *Peperonia*, des petits Palmiers, *Bactris* aux longues épines noires, des multiples arbustes du genre *Psychotria*, etc... Ils peuvent être envahis par une communauté impénétrable de grandes Broméliacées terrestres aux feuilles armées, plus hautes qu'un homme *(Aechmea magdalense)*. Les belles Orchidées abondent dans ces forêts.

Dans les parties clairiérées ou secondaires, se multiplient les *Cecropia*, balsa *(Ochroma lagopus)*, *Pachira*, *Triplaris* et le *Cordia alliodora* un des meilleurs bois du pays, une chance pour les forestiers costariciens





Pl. 6. — De gauche à droite : Base d'un *Quercus Copeyensis*; forêt de haute altitude; Cordillère de Talamanca. — Forêt de haute altitude à *Quercus Copeyensis*, Cordillère de Talamanca.

puisqu'il se multiplie avec facilité dans les brousses secondaires, ou par plantations.

Les forêts de chênes de haute altitude

Les forêts de chênes dominent vers 2 000 m d'altitude. La Cordillère de Talamanca en porte encore d'admirables vestiges, que traverse la route interaméricaine dans son parcours entre San José et San Isidro del General (744 m). La forêt de *Quercus Copeyensis* entre 1 900-2 900 m était une forêt de chênes géants. Certains individus mesuraient 40 m de haut et 1,75 m de diamètre. Communément, ce sont des chênes de 30 m de haut, atteignant 75 à 90 cm de diamètre. La base du tronc est renforcée de contreforts. Les branches sont couvertes d'une épaisse couche de Mousses, Aroïdées, Orchidées, Broméliacées épiphytes. Pauvre forêt de grands chênes de Talamanca. Il n'en reste plus, visible de la route, que des petits bois, et de très grands arbres dispersés, mutilés par l'isolement et inéluctablement condamnés. Aussi loin que s'étende la vue, c'est la désolation dans l'ancienne forêt. La faim de pâturages a commandé ces destructions. Aujourd'hui les charbonniers installés sur ces hauteurs utilisent tous les restes de la forêt. On peut encore admirer donc, très temporairement, de magnifiques paysages artificiels de pré-bois, où sur de belles prairies bien vertes et toutes neuves se dressent de grands chênes moussus.

A un étage un peu inférieur au *Q. copeyensis* succède le *Q. costaricensis*. Les chênes dominent de loin dans la futaie. Ils sont cependant mélangés de *Podocarpus oleifolius* et *P. Standleyi*, de plusieurs Lauracées *(Ocolea, Nectandra)*, d'Araliacées *(Oreopanax pycnocarpum, O. xalopense)*, Bignoniacées *(Talauma gloriensis)*, Magnoliacée *(Magnolia poasana)*, *Ilex lamprophylla*, *Weinmannia pinnata*, *Viburnum costaricanum*, etc... Dans les sous-bois beaucoup d'arbustes, Lauracées, Wintéracées *(Drimys Winteri)*, Myrsinacées *(Rapanea, Ardisia)*, Araliacées *(Didymopanax)*, *Alnus*, *Fuchsia*, *Myrica*, *Clusia*, *Vaccinium*, *Buddleja*, *Zanthoxylum*, etc... Un fourré, parfois dense, de bambous *(Chusquea)* couvre le sol, mêlé aussi de petits Palmiers et de Fougères arborescentes.

La forêt de chênes fait place à des fourrés où se mélangent, chênes, Araliacées, Ericacées, Myrsinacées, Mélastomatacées, Loganiacées, Escalloniacées, *Weinmannia* et *Chusquea*.

En plus de ces deux espèces de grands chênes, on a signalé la présence au Costa Rica de 7 autres Quercus et d'une autre Fagacée du genre *Engelhardlia*. Le climat de ces forêts à ces hautes altitudes, outre la basse température (estimée à 6-12° vers 2 800 m) et la forte pluviosité, est fait de brouillards et nuages fréquents, des vents violents et occasionnellement de gelées durant la saison plus sèche hivernale.

Vers 3 000 m dans la Cordillère de Talamanca, la forêt s'arrête brusquement devant des fourrés denses à bambou, *Chusquea sublessalata*, que l'on appelle le « paramo ».

Dans ce fourré se mélangent des arbrisseaux tels que *Myrrhidendron Donnell-Smithii* une Ombellifère aux inflorescences géantes, qui peut





Pl. 7. — La Cordillère de Talamanca et son sommet culminant, le mont Chiripo au dessus de la brume du versant du Pacifique.

atteindre 12 cm de diamètre et 4 m de hauteur, *Escallonia poasana*, *Drimys Winteri*, des Ericacées : *Vaccinium consanguineum* et *Pernettya coriacea*, des seneçons aux inflorescences jaunes, *Myrica pubescens*, *Buddleia alpina*, *Myrtus Oerstedii*, *Hesperomeles obovata* (Rosacée), *Hypericum silenoides*, *Monnina xalapense* (Polygalacée), etc... Ce type de paramo est bien distinct des paramos à *Espeletia* que j'ai vu autrefois dans les Andes du Vénézuela. Il peut brûler, j'ai vu des parcelles de « paramo » incendiées récemment. Comme d'autre part on peut observer même à des altitudes plus basses, des témoins de forêt incendiée, on peut se demander si ce paramo n'est pas une formation secondaire, dérivée après incendie des fourrés à *Quercus* et autres. Le passage brutal des fourrés à chênes et *Weinmannia* au fourré à *Chusquea* laisse aussi planer un autre doute sur le caractère climacique de ce « paramo » à bambous.

Dans le « paramo » mais surtout dans des dépressions tourbeuses à *Sphagnum*, on peut aussi voir d'étranges communautés d'une Fougère arborescente qui a l'aspect d'un *Cycas*, *Lomaria laxensis*, accompagnée parfois d'une Broméliacée à la hampe florale géante, mesurant jusqu'à 2 m de haut, *Puya dasylirioides*.

La traversée de la Cordillère de Talamanca est donc d'un puissant intérêt botanique qui double celui du voyageur admirant de magnifiques panoramas sur les deux versants pacifique et atlantique. Le contraste entre les deux secteurs climatiques était, lorsque je suis passé par une belle journée, particulièrement évident. Du côté pacifique dans la montée de San Isidro, la brume sèche du Pacifique, faite en saison sèche des poussières des feux de culture et des défrichements, couvrait toutes les vallées jusqu'à 2 000 m de son voile brillant et bleuté. Au-dessus la silhouette de la Cordillère avec le point culminant du Chiripo (3 820 m) se détachait avec une netteté extraordinaire sur le ciel clair. Sur le versant atlantique une mer de nuages cachait entièrement le pays, au-dessus de laquelle pointaient cependant dans le bleu pur les deux cimes des volcans Irazu et Turrialba.

La flore des pentes des volcans serait certainement pleine d'intérêt, si on pouvait l'étudier avec ses variations altitudinales, mais sur les pentes inférieures de l'Irazu elle a disparu en grande partie, remplacée par les pâturages et des paysages de prébois. Plus haut, elle a été détruite par les éruptions récentes de poussières volcaniques. De toute façon notre court séjour au Costa Rica ne nous en a pas donné l'occasion.

La forêt sèche du Guanacasté

Au climat semi-aride de Guanacasté au Nord-ouest du Costa Rica que j'ai décrit, correspondent des types de formations forestières très différentes des précédentes par l'aspect et la flore. J'ai pu les observer dans la région de Canias où la pluviométrie moyenne annuelle est de près de 2 m. C'est un très bon exemple de l'influence prépondérante écologique de l'aridité et de la longueur de la saison sèche, surclassant celle du facteur pluviométrique.



Pl. 8. — Forêt sèche de Guanacasté.

Des forêts sècnes de types divers occupent les collines ; les plaines depuis longtemps déboisées sont couvertes de savanes arborées ou simplement herbeuses. Au mois de mars 1965 tous les arbres sont défeuillés, et beaucoup sont en fleurs. On peut admirer ainsi les cîmes rouges du *Cassia grandis*, blanches ou jaunes ou roses des *Tabebuia*, jaune d'or du *Plerocarpus Hayenii*, blanche du *Bombacopsis quinalum*, etc...

Dans la forêt séche dense, les arbres sont à cette époque décidus, le sous-bois est encore vert. Fait curieux dans cette forêt sèche il y a encore des épiphytes, Broméliacées et Orchidées. Quelques Sapotacées ont au contraire un feuillage persistant qui détonne dans cette nature grisaille dépouillée : *Swietenia humilis*, et surtout *Maslichodendron capiri*, le commun « tempisque », puis aussi *Nispero achras*, le sapotillier.

Les légumineuses arborescentes sont communes, outre les *Plerocarpus*, *Cassia* déjà cités, il faut ajouter *Enlerolobium cyclocarpum* à la cime largement étalée, *Samanea saman*, également au port en parasol, *Schizolobium parahybum*, *Andira inermis* (en fleurs violettes, non défeuillé), *Albizzia caribaea*, *Lonchocarpus lalifolius*, *Pilhecolobium dulce* à épines stipulaires. Dans le sous-bois les *Coccoloba Tuerckheimii*, à épis blancs tombants, au feuillage persistant sont nombreux, le rouge *Bursera simaruba* à l'écorce de cerisier; des Rosacées *(Licania arborea)*, Tiliacées (*Apeiba libourbou* au fruit épineux), *Cedrala mexicana*, *Slerculia apelala* (feuillé), *Xanlhoxylum* aux gros aiguillons du tronc, une forme de forêt sèche du *Cordia alliodora*, un *Byrsonima sp.*, *Gyrocarpus americanus*, etc...

Dans une galerie forestière de l'hacienda del Gobiermo, sorte de palmeraie à *Scheelea sp.*, les arbres atteignent de fortes dimensions. Les

Ceiba s'y retrouvent avec des *Brosimum alicastrum, Spondias mombin, Guarea trichilioides*, etc... Dans ce pays semi-aride, comme dans les plaines atlantiques superhumides on déboise pour « faire de l'herbe ». Je n'ai jamais vu un pays comme le Costa Rica où sévit autant la fièvre du déboisement, en montagne comme en plaine, en forêt sèche comme en forêt humide.

La route de Canias à Liberia traverse un pays déboisé, où se voient encore des restes de l'ancienne forêt sèche décidue. J'ai le surprise de trouver là un type de forêt sèche basse décidue constituée pour une grande partie d'un peuplement de chênes à feuilles persistantes, à port trapu, *Quercus oleoides*, sur un sol de grès blancs grossiers. L'altitude ici n'est que de 50-100 m. Aucun rapport écologique évidemment avec les belles forêts de chênes des hautes montagnes. Des peuplements de ce *Quercus oleoides* existeraient dans cette région jusqu'à des altitudes de 600 m. Le cas est étrange, mais non pas isolé. J'ai également vu des peuplements de ce chêne (ou d'une espèce affine) au Mexique, à très basse altitude, et jusqu'au bord de la mer entre Vera Cruz et Coatzacoalcos.

Le secteur climatique très sec est évidemment dû à la barrière de la Cordillère de Guanacasté d'où descendent des vents de foehn desséchants. Dès que l'on s'élève sur les pentes de cette Cordillère le régime pluviométrique s'améliore rapidement. Lorsque je suis passé à Canias (45 m) la savane et la forêt étaient desséchées, à Tilaran (562 m) à 23 km seulement de Canias, les pâturages et la forêt déjà reverdissaient. Le col n'est pas loin (640 m); sur l'autre versant on retrouvait déjà la forêt dense humide sempervirente ou plutôt ce qu'il en reste car partout le défrichement à but pastoral a sévi et s'étend toujours.

Je n'ai observé dans cette région sèche de Guanacasté que rarement le type de la savane boisée à *Curatella americana* et *Byrsonima* répandu en Amérique du Sud. Ce type est ici très vraisemblablement anthropogène.

PROBLÈMES SOULEVÉS PAR LA RÉPARTITION DES PINS

Au Mexique les forêts mélangées de chênes et de pins, les forêts claires de chênes ou de pins occupent des superficies considérables. Nous avons vu que de nombreuses espèces de chênes existaient encore au Costa Rica, constituant des forêts très belles au dessus de 2 000 m. Nous n'avons signalé la présence d'aucun pin, parce qu'il n'y en a aucun. Disparition étrange, car à première vue aucune raison d'ordre écologique ne s'oppose à la présence de pins.

En réalité la disparition du genre *Pinus* se constate déjà plus au nord. La limite sud du genre se trace au Nicaragua, à 12° 50 environ de latitude. Alors qu'on dénombre environ 38 espèces de pins au Mexique, plus 25 variétés ou formes, il n'y en a plus que deux au Nicaragua, *Pinus oocarpa* au nord-ouest du pays, et *Pinus caraïbaea* dans la région maritime de l'est, face à la mer caraïbe.

Pinus oocarpa est commun au Mexique, des basses montagnes à des altitudes dépassant 2 000 m. Il descend même à basse altitude dans





Pl. 9. — De haut en bas : Forêt claire de basse altitude à *Quercus oleoides*; région de Canias Liberia. — Galerie foretière à *Scheelea;* région sèche de Guanacasté.

l'isthme de Téhuantepec. *Pinus caraïbaea* n'est pas mexicain. C'est un pin de Cuba de la province orientale (Pinar del rio et île des Pins) où il constitue des peuplements purs sur des sols serpentineux latéritiques profonds. L'espèce a de grandes affinités avec le « slash pine » de Floride, *Pinus Elliotii.* Elle a pénétré en Amérique centrale au Honduras et au Nicaragua dans la région côtière. Elle forme des peuplements très étendus au Nicaragua, sur des collines. C'est donc un pin essentiellement caraïbe, mais qui ne s'est répandu ni au Mexique (notamment au Yucatan plus proche de Cuba) ni dans l'isthme du Costa Rica et de Panama.

Il y a donc un premier problème posé à propos de l'absence de pins au Costa Rica, alors que leurs Chênes, leurs compagnons habituels traversent toute l'Amérique centrale jusqu'en Colombie. On a mis en cause la dépression centrale du Nicaragua qui sépare le socle de la bosse du Honduras des chaînes du Costa Rica. Il est connu que le socle centraméricain n'a été relié à l'Amérique du Sud depuis le crétacé jusqu'au pléistocène que par une série d'archipels, mais cette discontinuité n'a cependant pas empêché les flores tropicales du nord et du sud du Costa Rica actuel de coloniser ce pays.

L'écologie costaricienne actuelle s'opposerait-elle à l'installation des pins? Il est certain que les pins de l'Amérique centrale sont généralement des espèces héliophiles de terrains découverts. en régions arides ou semi aride. Au Mexique les genres *Quercus* et *Pinus* caractérisent essentiellement un milieu tropical ou subtropical de haute altitude, dont la température moyenne annuelle est inférieure à 20°, comprenant de 2 à 10 mois à température moyenne inférieure à 15°, marqués de gelées hivernales, milieu semi aride avec des saisons sèches écologiques de 6-7 mois et courtes saisons pluvieuses de 3-4 mois. Milieux donc peu favorables à la flore tropicale habituelle. De semblables conditions ne se rencontrent pas au Costa Rica, ce qui ne signifie pas évidemment que des plantations de pins n'y puissent réussir, mais que des peuplements spontanés de pins ne pourraient y soutenir la libre concurrence de la flore locale. La forêt dense costaricienne a couvert entièrement le pays des plus basses aux plus hautes altitudes, avec des pluviométries — nous l'avons vu — de 2-3 m d'eau et plus, et de courtes saisons sèches. Il n'y a jamais eu de forêts de pins au Costa Rica.

Plus étrange est le second problème, qui n'est pas d'ailleurs costaricien mais nicaraguéen; il nous intéresse ici puisque les deux pays se touchent. Les conditions écologiques du *Pinus caribaea* au Nicaragua sont en effet des plus extraordinaires. Il occupe des secteurs proches de la mer, à basse altitude, où la pluviométrie est de l'ordre de 3 m et plus, avec une saison sèche atténuée de 2-3 mois seulement, climat assez comparable à celui du versant atlantique du Costa Rica. Plus curieux encore est le type de ces peuplements de pins qui sont des forêts claires ou des savanes à pins avec un tapis de graminées, susceptible de brûler. La forêt tropicale qui dans de telles conditions du milieu devrait occuper le sol est reléguée dans des dépressions. Nous sommes là en présence d'une formation de savanes herbeuses et de pins, couvrant de grandes surfaces, absolument

aberrante comme nous l'avons déjà signalé. D'après des informations verbales, la tendance évolutive serait à l'invasion des sous-bois de pins par la flore feuillue tropicale.

L'écologie est donc ici en flagrant défaut apparent. L'occupation humaine des tribus indiennes « mosquitos » ne peut être cause de la disparition par le feu d'une forêt dense tropicale dans de telles conditions d'humidité et de pluviosité, même si les sols sont sableux. Il faut bien rechercher alors comme nous l'avons déjà fait des explications d'ordre paléoclimatique. A mon avis on ne peut échapper à cette obligation. A une époque de l'histoire géologique récente de l'Amérique centrale *Pinus caribeae*, espèce migratrice comme tous les pins, a pu s'installer à la faveur d'un assèchement brutal du climat dans la bosse du Honduras ayant entraîné par le feu la destruction d'une forêt originelle et la dénudation du sol. En dépit du climat humide actuel, la formation claire de pins s'est maintenue en place, favorisée par les feux de savanes qui ont empêché toute reconstitution d'une forêt climacique de feuillus tropicaux. Des explications de cet ordre sont applicables — ainsi que nous l'avons montré ailleurs — à d'autres pays intertropicaux : Vénézuela, haut rio Branco, en Amérique du Sud; Côte d'Ivoire, Gabon, Congo, Madagascar, etc..., en Afrique; Queensland et Nouvelle-Calédonie, en Océanie. Ce sont pour nous des cas particuliers de vastes changements climatiques intervenus au pléistocène et dont les conséquences se sont manifestées jusqu'aujourd'hui.

Bibliographie

1937-1940. — Standley, Flora of Costa Rica.
1943. — U. S. Depart. of Agro., Forest Service, The forests of Costa Rica.
1952. — Beark J. B., The forest ecology of the Reventazon valley, ined. I. I. C. A., Turrialba.
1953. — Atlas estadistico de Costa Rica.
1956. — Allen, P. H. — The rain forests of Golfo Dulce, Univ. Florida, Gainesville.
1957. — Pittier. — Ensayo sobre plantas usuales de Costa Rica.
Holdrige L. R. — The vegetation of mainland middle America, Univ. Philippines.
Budowski G. — Quelques aspects de la situation forestière au Costa Rica, Bois, for. des Trop., Paris.
1958. — Weber H. — Los paramos de Costa Rica y su concatenacion fitogeographica con los Andes suramericanos. Aka. der Wissenshaften and der Litterature Mainz.
1959. — Taylor B. W. — Estudios écologicos para el aprovechamiento de la tierra en Nicaragua.
1961. — Denevan W. M. — The Upland pine forests of Nicaragua, Univ. California.
Budowski G. — Studies on forest succession in Costa Rica and Panama, New Haven.
1963. — Johannessen C. L. — Savannas of interior Honduras, Univer. California Los Angeles.
Taylor B. W. — An outline of the vegetation of Nicaragua, J. Ecol. 51.
1964. — Holdridge L. R. — Life zone écology. Tropical Science Center, San José.
Budowski G. — The classification of natural habitats in need of preservation in Central America, I.I.C.A., Turrialba.
1965. — Portig W. H. — Central american rainfall. Geo. Rev.

1 — CLIMAT PSEUDO-ÉQUATORIAL DU VERSANT ATLANTIQUE COSTARICIEN

		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	T	
	Alt.	**Pluviométrie en mm**													**Indice**
Los Diamantes, Guapiles	300 m	285	194	*164*	224	446	462	**472**	332	*286*	404	466	**524**	4.262	12-0-0
El Cairo	94	283	217	*161*	214	382	368	**408**	271	*203*	334	395	**432**	3.669	12-0-0
Siquirres	62	263	186	*166*	203	315	340	**383**	266	*195*	288	429	**482**	3 517	12-0-0
Lomas		269	210	*170*	232	389	375	**430**	311	*236*	365	406	**526**	3.916	12-0-0
Zent		306	220	*201*	234	275	289	**371**	261	*150*	231	432	**544**	3.515	12-0-0
Limon	3	323	230	*216*	245	322	304	**411**	323	*121*	246	386	**499**	3 627	12-0-0
Chase	40	209	195	*122*	124	215	167	**236**	205	*79*	151	209	**249**	2.162	11-0-0
Margarita		206	161	*115*	111	211	163	**253**	201	*89*	174	205	**246**	2.136	11-0-0
Peralta	368	195	*132*	135	170	227	280	**330**	255	*199*	278	338	**386**	2,926	12-0-0
Turrialba	602	171	113	*79*	99	217	247	**259**	206	*207*	240	272	**300**	2.411	11-0-0
Juan Vinas	1 165	404	278	135	*136*	364	311	**330**	280	236	387	328	**499**	3.688	12-0-0
		Température moyenne													**Amplitude thermique**
El Cairo	94	*23,4*	23,5	24,2	25,2	**25,5**	**25,5**	24,8	25,2	**25,7**	25,2	24,5	23,9	24°,7	2°,3
Turrialba	602	*21,1*	21,2	22,2	22,5	23	**23,6**	23,2	23,2	*23,4*	23	22,4	21,4	22°,5	2°,5
Juan Vinas	1 165	19,8	*19,5*	20	20,6	**22,2**	21,9	20,5	**22,4**	22,2	21,6	20,3	20	21°,1	2°,9
		Déficit de saturation moyen en mm													**Amplitude**
Turrialba	602	2,5	2,5	**3,3**	3,2	2,8	2,5	2,3	2,3	2,8	2,5	*2,3*	*2,3*	2,6	1 mm

Source : MNHN, Paris

CLIMATS DU VERSANT PACIFIQUE COSTARICIEN

2. — CLIMAT TROPICAL SEMI ARIDE DE GUANACASTÉ

	Alt.	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	T	
Liberia	144 m	1	0	3	20	259	**282**	195	160	**352**	**345**	55	7	1680	6-1-5
Sta Ana	905	3	5	**18**	49	228	**242**	149	157	267	**289**	114	27	1549	7-1-4
Canias	45	7	22	2	46	**284**	280	186	235	350	**442**	62	8	1926	6-2-4
Esparta	225	5	7	2	42	310	303	328	325	329	**543**	183	23	2401	7-1-4
Macacona, Esp.		3	7	0	60	**373**	351	313	411	417	**531**	215	28	2712	7-1-4
Orotina	224	1	15	6	62	**390**	319	325	259	345	**510**	152	17	2402	7-1-4
Sta Cruz, Gte	50	3	0	1	11	310	**312**	223	150	381	**497**	65	23	1977	6-1-5
Nicoya	130	4	10	26	35	281	**339**	220	337	421	**473**	99	15	2262	6-2-4

3. — CLIMAT TROPICAL HUMIDE D'ALTITUDE DE LA VALLÉE CENTRALE ET DES PENTES DES CORDILLÈRES VOLCANIQUES

	Alt.	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	T	
San José	1172 m	8	5	10	37	244	**284**	229	233	**342**	**333**	171	46	1946	7-2-3
Grecia	999	6	17	12	54	418	**536**	441	461	519	**705**	209	25	3405	7-1-4
Zarcero	1730	21	9	10	14	295	**334**	289	279	373	**446**	103	64	2237	7-1-4
Avanca, Très Rios	1870	26	18	13	36	**401**	377	240	226	431	**502**	158	57	2487	8-1-3
Sanatorio Duran	2337	38	16	7	20	203	**223**	130	136	187	**284**	152	84	1483	7-2-3
Orosi	1050	61	42	35	58	266	**308**	275	186	273	**292**	143	98	2039	7-5-0
Tilaran	562	57	35	30	36	200	**342**	220	220	344	**409**	148	147	2189	8-3-1
Buena Vista	1090	103	61	32	37	273	**409**	344	350	371	**450**	346	317	3291	9-3-0
Coronado	1382	63	39	23	52	301	**322**	229	228	327	**358**	125	72	2239	7-4-1

4. — CLIMAT TROPICAL HUMIDE DES PLAINES
ET COLLINES AU SUD DE LA CORDILLÈRE DE TALAMANCA.

	Alt.	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	T	Indice
Palmar Sur	16 m	69	50	67	238	440	395	407	393	423	**627**	317	84	3711	8-4-0
Agua Buena	1000	60	50	74	124	412	387	326	339	470	**645**	308	137	3335	9-3-0
Colorado	6	68	43	66	124	380	550	592	558	558	**738**	455	144	4277	9-3-0
Conte Arriba	50	47	66	42	121	295	302	328	391	352	**547**	425	138	3054	9-3-0
km 18, Golf.		77	43	67	166	369	320	341	434	327	**663**	373	167	3347	9-3-0
Poso Norte	8	70	43	44	203	455	394	404	397	406	**754**	324	151	3649	9-3-0
Guespos	5	70	*30*	46	170	416	436	441	463	449	**753**	395	207	3875	9-2-1
Bartolo Guep.	10	70	*21*	32	121	449	426	468	461	404	**772**	429	168	3824	8-2-1
Parrita Este		49	*8*	*16*	91	373	104	405	389	387	**640**	285	93	3143	7-3-2
Pocares, Parr.	6	45	*16*	*23*	108	336	417	424	363	402	**601**	316	130	3182	9-1-2
San Isidro del General	744	*28*	*15*	*23*	139	370	318	337	387	385	**584**	269	87	2944	7-2-3

5. — CLIMAT PSEUDO-ÉQUATORIAL DE GOLFITO.

	Alt.	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	T	Indice
Caracol	33 m	176	*104*	193	304	592	**627**	600	691	672	**917**	589	287	5753	12-0-0
Coredor	32	115	*67*	140	284	599	665	669	**704**	680	**848**	609	218	5600	11-1-0
Esquinas, Golfito		180	*170*	246	353	547	552	585	**640**	367	**880**	579	274	5646	12-0-0
Golfito	15	146	*131*	177	255	439	417	484	504	526	**713**	517	302	4612	12-0-0

6. — CLIMAT TROPICAL HUMIDE DE HAUTE ALTITUDE DE LA CORDILLÈRE DE TALAMANCA.

	Alt.	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	T	**Indice**
Villa Mills	3002 m	34	22	27	88	424	368	250	293	428	**522**	235	113	2803	8-2-2
							Température moyenne								**Amplitude thermique en C°**
Nicoya	130	26	27,1	28,4	**28,9**	27,8	27,9	27,1	27,6	27	26,3	26,3	26,2	27,2	2°,9
Esparta	225	26,3	27,3	**28,8**	28,7	26,7	26,7	25,9	25,7	25,8	25,3	25,3	25,7	26,5	3°,5
San José	1150	18,9	19,3	19,9	**20,4**	**20,5**	20,1	19,8	19,7	19,8	19,6	19,4	18,8	19,7	1°,7
Grecia	999	21,8	22,5	23,4	**23,5**	23,3	23	22,8	23	22,6	22,3	22,2	21,8	22,7	1°,7
Avanca Très Rios	1870	16	16,7	17,3	**17,7**	**17,7**	17,5	17,1	17,3	17,5	17,1	16,4	16,4	17,1	1°,7
Sanatorio Duran	2337	14,5	14,5	15	15,3	15,4	15,2	15,7	**15,8**	15,6	14,5	15,2	14,5	15,1	1°,7
Tilaran	562	23,1	23,4	24,1	25	24,6	24,6	24,1	24,2	24,2	23,8	23,6	22,9	24	2°,1
San Isidro del General	744	22,3	22,9	23,4	**23,6**	23,2	23,1	22,8	22,8	22,5	22,3	22,3	22,3	22,7	1°,3
							Déficit de saturation moyen en mm								**Amplitude**
San José	1150	3,9	4,6	**4,8**	**4,8**	3,4	2,8	2,9	2,7	2,4	2,1	3,3	3,2	3,4	2,7 mm

VARIATIONS POLLINIQUES INTRAFLORALES

par Madeleine Van Campo

Les grains de pollen sont examinés de plus en plus souvent par les systématiciens. Les atlas qu'ils peuvent le plus souvent consulter décrivent les grains de pollens en général par leur type moyen sans indiquer les variations possibles.

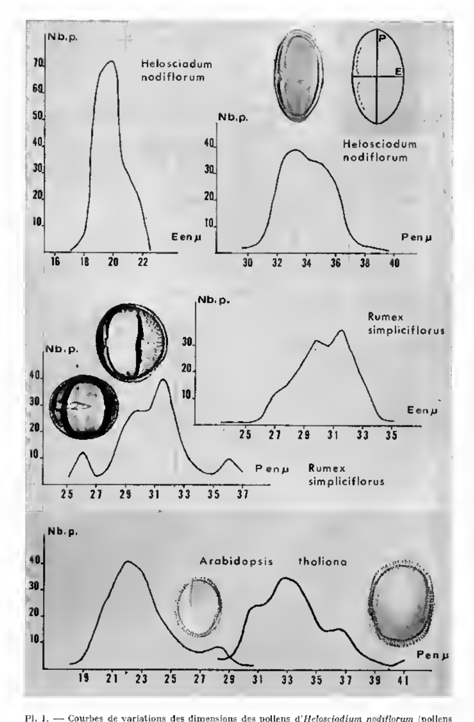
Les variations d'aspect des grains de pollen chez une même plante, qui avaient beaucoup frappé les auteurs vers 1930 (P. M. L. Tammes et R. P. Wodehouse) n'ont pas retenu réellement l'attention et, à part les recherches sur les hybrides et les polyploïdes, relativement peu d'articles ont paru sur ces questions. Il est vrai que les palynologistes qui pratiquent l'analyse pollinique ont besoin de penser que les pollens sont des volumes très peu variables et les taxonomistes considèrent que le polymorphisme en général a peu d'importance.

Les problèmes de biologie florale et de dimorphisme pollinique ont plus souvent été évoqués. L'examen d'un grand nombre de grains de pollen a cependant montré que le dimorphisme pollinique ou même le polymorphisme étaient beaucoup plus fréquents que les descriptions des organes floraux ne le laissaient soupçonner.

L'examen des grains de pollen donne très rapidement des indications importantes, par exemple les hybrides présentent toujours dans leur pollen un certain pourcentage de grains anormaux ou avortés. De même la polyploïdie se révèle immédiatement par l'examen du pollen. L'intérêt des variations des grains de pollen est donc évident surtout pour les systématiciens travaillant sur un ou quelques rares échantillons et non sur des populations entières.

Si l'on mesure l'axe polaire P et l'équateur E de 200 pollens d'une ou plusieurs fleurs d'un même individu, on obtient dans certains cas des courbes en cloche, classiques, de forme assez régulière et dans ces cas, on considère qu'il n'y a pas de variations polliniques (Pl. 1, *Helosciadium nodiflorum*); dans d'autres cas au contraire, les courbes présentent des bosses ou des méplats, il y a variation pollinique. Les variations peuvent également se manifester par des changements de structure des membranes polliniques ou par une augmentation ou une diminution du nombre des apertures.

Les quelques indications qui suivent sont essentiellement morphologiques, l'étude des causes des variations polliniques, d'ailleurs peu connues ne sera pas abordée. De même, les recherches sur les corrélations qui ont déjà été constatées entre les variations des organes floraux, de leur taille en particulier avec les variations de taille des pollens ainsi que d'autres



Pl. 1. — Courbes de variations des dimensions des pollens d'*Helosciadium nodiflorum* (pollens présentant peu de variations), des pollens de *Rumex simpliciflorus* (la courbe de variation de P indique un trimorphisme), des pollens d'*Arabidopsis thaliana* (courbe de gauche : diploïdes, courbe de droite : tétraploïdes). Noter également dans les photographies les différences dans l'exine.

Ces courbes ont toutes été dessinées en mesurant 200 pollens. Nb. p = nombre de pollens, P = axe polaire, E = Equateur.

corrélations connues type pollinique-type staminal-type de la plantule-type des cuticules... ne seront pas évoquées.

Les différents types de variation seront seulement illustrés de quelques exemples. Le matériel examiné a toujours été acétolysé.

POLYMORPHISME POLLINIQUE.

a) VARIATIONS POLLINIQUES NON LIÉES APPAREMMENT A DES VARIATIONS FLORALES A CARACTÈRE DISCONTINU

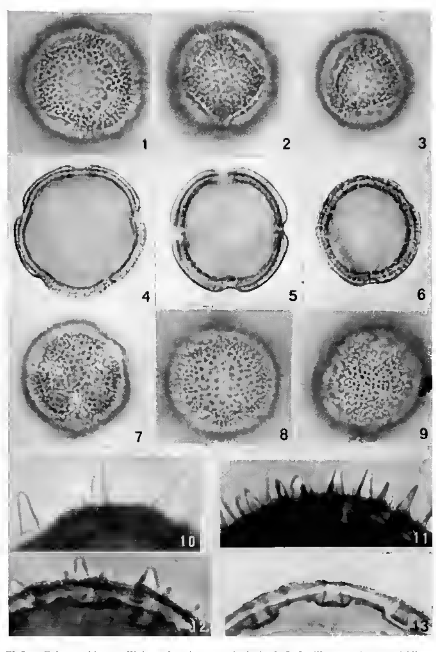
Sous ce titre seront décrites quelques variations polliniques qui ne rentrent pas strictement dans le cadre du dimorphisme ou polymorphisme pollinique lié au dimorphisme floral. Chez *Ephedra altissima* par exemple, il existe des petits pollens à côtes rectilignes, des gros pollens à côtes rectilignes et des gros pollens à côtes ondulées, soit trois types polliniques. Le polymorphisme apertural d'*Anemone rivularis* a été mis en évidence sur la planche 2; le nombre des apertures visibles sur une face peut être 3, 4 ou 5, disposées de différentes manières, l'épaisseur de l'exine varie aussi considérablement de même que sa structure (Pl. 2, fig. 4, 5, 6). Le polymorphisme spinulaire de l'exine d'*Althaea ludwigii*, (Pl. 2, fig. 10, 11, 12, 13) qui va jusqu'à la disparition totale des épines ne semble pas lié avec précision à un type particulier de polymorphisme floral. Pour *Anemone rivularis* et *Althaea ludwigii*, les grains de pollen photographiés proviennent dans chaque cas d'une seule fleur.

b) DIMORPHISME ET POLYMORPHISME POLLINIQUE LIÉS AU DIMORPHISME OU AU POLYMORPHISME FLORAL

Le terme de dimorphisme appelle d'ailleurs quelques réflexions. Lorsque ce terme est employé par les zoologistes, il désigne en général un dimorphisme sexuel (parfois un dimorphisme géographqiue). Un dimorphisme comparable existe chez les végétaux et il porte le nom d'hétérosporie (hétérosporie des Hydroptéridées par exemple qui donnent des mégaspores et des microspores). Ce n'est pas de ce type de dimorphisme dont il sera question ici, mais du phénomène qui consiste à trouver, dans une même fleur des pollens dissemblables pouvant se classer en deux ou plusieurs catégories.

En général, le polymorphisme pollinique dans une fleur est lié au polymorphisme staminal.

Le dimorphisme ou le polymorphisme pollinique peuvent être exinal, endexinal ou ectexinal suivant qu'ils affectent l'ensemble des membranes polliniques résistantes à l'acétolyse, la membrane interne ou la membrane externe. Un cas de polymorphisme exinal est illustré Pl. 2, fig. 4, 5 et 6. Dans le genre *Nitraria* un dimorphisme endexinal est assez constant. Le dimorphisme ectexinal est très clair chez les Plumbaginacées, *Armeria* étant le cas classique décrit par J. IVERSEN (1940); parmi les Monocotylédones, *Eichhornia crassipes* peut être cité. Pl. 3, fig. 7, 8, 9 est illustré le polymorphisme ectexinal de *Cuphea strigulosa*.



Pl. 2. — Polymorphisme pollinique chez *Anemone rivularis* : **1**, **2**, **3**, sillons courts non méridiens dessinant un pentagone, un carré, un triangle ; **4**, **5**, **6**, coupe optique montrant un polymorphisme exinal ; **7**, trois sillons méridiens ; **8**, six sillons, **9**, quatre sillons méridiens ; **10**, **11**, **12**, polymorphisme spinulaire chez *Althaea ludwigii* ; **13**, disparition des épines. Grossissement 1000.

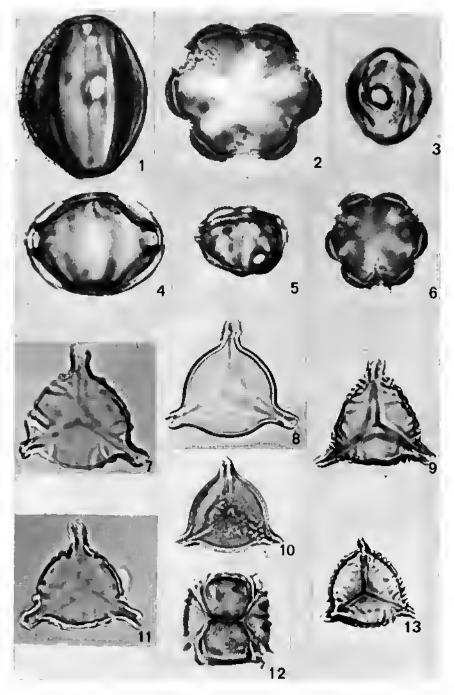
Le dimorphisme ou le polymorphisme pollinique peuvent être aperturaux, c'est-à-dire affecter les zones germinales des pollens, par exemple Pl. 3, fig. 7, 12, pollens de *Lythrum salicaria* à 3 ou 4 apertures; pollens colpés et colporés chez *Capparis*.

Le dimorphisme ou le polymorphisme peuvent être dimensionnels, c'est-à-dire porter presque uniquement sur la taille des grains : cas des *Primula*; ce polymorphisme dimensionnel peut affecter surtout l'un des axes du grain, une courbe des variations des dimensions des pollens de *Rumex simpliciflorus* Pl. 1 a été construite en mesurant 200 pollens, elle montre clairement le trimorphisme (3 pointes) dans la courbe représentant les variations de l'axe polaire alors que les variations de l'équateur sont représentées par une courbe presque normale. Un des cas les plus connus de polymorphisme pollinique est celui de *Lythrum salicaria* où D. Coz Campos a pu compter jusqu'à 8 types polliniques dans une même fleur, les types les plus extrêmes sont illustrés Pl. 3, fig. 1, 3, 4, 5. Chez les Lythracées, le polymorphisme est lié au polymorphisme staminal, mais il est à noter que dans une même cellule mère, on peut trouver deux grains de pollen de grande dimension et deux grains de petite dimension. Chez les Crucifères, un dimorphisme pollinique est lié au dimorphisme staminal.

Voici une liste de quelques familles de Dicotylédones où des pollens dimorphes ou polymorphes ont été notés.

Bignoniacées
Bombacacées
Borraginacées
Capparidacées
Caryophyllacées
Célastracées
Cistacées
Composées
Connaracées
Convolvulacées
Crucifères
Cucurbitacées
Dilleniacées
Géraniacées
Guttifères
Labiées
Lécythidacées
Légumineuses
Linacées
Loranthacées
Lythracées
Malpighiacées
Malvacées
Myrtacées
Ombellifères
Oxalidacées
Passifloracées
Plumbaginacées
Polémoniacées
Polygonacées
Primulacées
Renonculacées
Rosacées
Rubiacées
Rutacées
Santalacées
Sapindacées
Tamaricacées
....

Cette liste montre que le polymorphisme en soi n'est pas un caractère primordial en systématique, cependant les limites des variations intraflorales et intraspécifiques sont intéressantes à considérer et permettent dans certains cas d'interpréter plus facilement les variations intragénériques.



Pl. 3. — Polymorphisme des Lythracées (Photographies D. Coz Campos.) — A, *Lythrum salicaria* : **1, 3, 4, 5**, différentes vues méridiennes; **2, 6**, coupes optiques équatoriales. — B, *Cuphea strigulosa* : **7, 11**, gros et petit pollens à grosses stries; **8, 10**, gros et petit pollens lisses; **9, 13**, gros et petit pollens à stries fines; **12** pollens à 4 apertures. Grossissement 1000.

Les variations polliniques dont il a été parlé ci-dessus ont un caractère discontinu, c'est-à-dire qu'il n'existe pas, entre les différentes formes rencontrées, tous les intermédiaires; dans les cas qui vont suivre, au contraire, les variations sont plus ou moins continues ou plus ou moins désordonnées.

VARIATIONS POLLINIQUES CHEZ LES POLYPLOIDES

Il s'agit plus ici d'un cas de variation pollinique intraspécifique que de variation intraflorale, mais l'examen d'une anthère de polyploïde montre une telle variation pollinique qu'il a paru intéressant d'étudier côte à côte un échantillon diploïde et un polyploïde correspondant.

C'est un fait bien connu que les polyploïdes ont un pollen plus gros que les diploïdes. Dans une belle étude des polyploïdes d'*Arabidopsis thaliana*, F. Bronckers a montré que la taille, le nombre d'apertures, augmentent avec le nombre chromosomique et que les éléments de l'exine augmentent de taille également; les grains les plus gros tendent en général vers la forme sphérique.

A. Maurizio a examiné les espèces suivantes (L est la grande dimension du pollen) :

Datura stramonium	$2n$ (L = 45,3 μ),	$4n$ (L = 55,4 μ).
Nicotiana silvatica	$2n$ (L = 28,2 μ),	$4n$ (L = 33,5 μ).
Salvia pratensis	$2n$ (L = 40,6 μ),	$4n$ (L = 51,2 μ).
Salvia splendens	$2n$ (L = 57,5 μ),	$4n$ (L = 69,6 μ).
Trifolium incarnatum	$2n$ (L = 43,5 μ),	$4n$ (L = 53,5 μ).
Trifolium pratense	$2n$ (L = 31,1 μ),	$4n$ (L = 48,9 μ).
Trifolium repens	$2n$ (L = 26,5 μ),	$4n$ (L = 31,9 μ).

Il arrive dans les polyploïdes que les apertures supplémentaires soient situées de façon irrégulière, les grains perdent alors leur symétrie.

Certaines familles sont connues pour donner peu de polyploïdes, les Conifères par exemple, on a cependant signalé un *Cryptomeria japonica* triploïde, le pollen est sphérique $2n$ (32 μ), $3n$ (36,5 μ).

Des pollens de polyploïdes montrent un grand pourcentage de grains défectueux, de 16 à 84 % de vides et de 2 à 12 % d'avortés (d'après A. Maurizio), tandis que, dans les diploïdes, 81 à 99 % des grains sont bien développés.

VARIATIONS DES POLLENS CHEZ LES HYBRIDES

Les hybrides ont des pollens de taille variable dont un grand nombre est mal conformé. Pratiquement, l'examen du pollen d'une seule étamine permet de diagnostiquer un hybride; ceci est particulièrement intéressant pour les systématiciens qui travaillent souvent sur un nombre restreint d'échantillons, parfois même sur un seul; le cas s'est produit où l'on a pu constater, au seul examen du pollen, qu'un « type » était un hybride (ceci devrait être porté entre autre chose à l'actif des palynologistes qui sont

presque toujours, et à bon droit il faut bien le dire, jugés fort indésirables dans les collections d'herbiers).

L'étude des pollens des hybrides chez les Abiétacées par exemple s'est révélée utile, elle a permis de classer certains hybrides intergénériques dont la position dans le genre *Tsuga* posait des problèmes. Si l'on examine le pollen d'*Abies vilmorini* (hybride artificiel de *A. pinsapo* × *A. cephalonica*), on peut retrouver tous les stades de disparition des ballonets, depuis le ballonnet unique jusqu'à la disparition totale des sacs à air. Ici, l'étude des formes polliniques d'un hybride se révèle donc importante pour la compréhension des formes polliniques variées de toute une famille.

VARIATIONS PATHOLOGIQUES ET VARIATIONS ARTIFICIELLEMENT INDUITES PROVOQUANT DES MALFORMATIONS DIVERSES DANS LA CELLULE MÈRE.

L'examen des pollens des plantes cultivées en serre révèle un grand nombre de malformations qui sont d'ailleurs déjà perceptibles au stade de la méïose et qui semblent dues aux différents produits chimiques utilisés pour les cultures et en particulier aux substances insecticides. D. Huard a signalé les anomalies suivantes dans des pollens d'Acanthacées : grains trifides, grains soudés par 2 ou par 4 et communiquant; grains supplémentaires et de petite taille, sans contenu cellulaire; ces grains paraissent bien conformés extérieurement, mais sont vides : ils ont été appelés pseudo-pollens.

HÉTÉROMORPHISME POLLINIQUE

T. R. Fischer et Wells ont donné ce nom en 1962 aux formes polliniques diverses rencontrées dans une population de *Polymnia laevigata* du Tennessee. Les pollens sont uni- ou multinucléés, d'après les auteurs, ce phénomène serait dû soit à la non formation des parois après la méïose pour les grains multinucléés, soit à des divisions précoces du noyau de la microspore. Les formes sont les suivantes : sphérique, grains uninucléés; ellipsoïdale, grains binucléés; « en bateau » ou ovoïdes, grains trinucléés; sphérique, grains quadrinucléés.

VARIATIONS DUES AU MODE DE PRÉPARATION

Les grains de pollen sont en général montés par la méthode d'Erdtman pour les études taxonomiques fines, ils sont alors vidés de leur contenu et il en résulte une augmentation de la longueur de l'axe polaire P, les grains montés ainsi ne sont donc pas comparables à ceux montés directement dans la gélatine glycérinée ou dans le lactophénol, ils sont en général plus grands. D'autre part, les dimensions du pollen varient au début du montage et surtout pendant les trois premiers mois (effet Cushing), il ne faut donc pas utiliser des mensurations prises dans les textes pour les comparer à celles d'un matériel monté d'une autre manière. Si l'on veut

faire des études statistiques, il faut monter les pollens dans les mêmes conditions et les mesurer dans le même temps.

Les types de variations possibles des pollens d'un même individu ont été sommairement exposés ci-dessus, les variations à l'intérieur de l'espèce ont-elles une amplitude différente? Les variations intraspécifiques ont parfois une amplitude moindre que les variations intraflorales même les variations intragénériques peuvent avoir amplitude moindre que les variations intraflorales en ce sens que dans le genre *Juniperus* par exemple, les pollens des espèces sont moins différents entre eux que les pollens d'une même fleur de *Lythrum salicaria*.

Souvent les paléopalynologistes demandent de définir la notion d'espèce, pour travailler sur les *sporae dispersae* des sédiments anciens, et ensuite de définir ou de fixer les limites de variation des genres. La notion de genre morphologique (formgenus) peut être assez correctement définie et ces genres peuvent être ensuite utilisés pour caractériser des étages stratigraphiques, mais il est très difficile de passer à la notion de famille, même impossible, sans un examen très attentif du pollen, les convergences de formes constituant une des plus grandes difficultés que rencontrent par exemple les palynologistes travaillant sur des sédiments tertiaires; on apprécie dès lors les difficultés de nomenclature, il en résulte actuellement, dans de nombreux cas, une impossibilité totale à utiliser les travaux des paléopalynologistes dans les considérations paléogéographiques sur les genres actuels. La palynologie est encore une science jeune, elle est loin d'avoir donné la mesure de ses possibilités.

Remerciements.

Je tiens à remercier spécialement MM. Bouharmont, Bronckers et Chopinet pour l'aide précieuse qu'ils m'ont apportée ainsi que Mme Beaunier qui a fait les mensurations de grains de pollen et une partie des photographies qui illustrent cet article.

Bibliographie

Bronckers F. — Variations polliniques dans une série d'autopolyploïdes artificiels d'*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Pollen et Spores, **5**, 2 (1963).

Coz Campos D. — Étude des grains de pollen des Lythracées du Pérou. Pollen et Spores, **6**, 1 (1964).

Cushing E. J. — Size increase in pollen grains mounted in thin slides. Pollen et Spores, **3**, 2 (1961).

Erdtman G. — Pollen morphology and plant taxonomy Angiosperms. Almquist et Wiksells, Stockholm (1952).

Faegri K. et Iversen J. — Textbook of Pollen Analysis. Munksgaard. Copenhagen (1964).

Fischer T.R. et Wells. — Heteromorphic pollen grains in Polymnia. Rhodora **64** : 336-340 (1962).

Guinet Ph. — Pollens d'Asie tropicale, Fasc. 1. Institut Fr., de Pondichéry, Trav. Sect. Sci. Techn. **5** : 1-8, 52 Pl.

Huard D. — Origine de quelques anomalies observées chez les pollens d'Acanthacées. Pollen et Spores, **7**, 1 (1965).

Iversen J. — Blütenbiologische Studien I Dimorphie und Monomorphie bei *Armeria*. K danske vidensk. Selsk. Biol. Meddel. **15**, 8 (1940).

Maurizio A. — Pollengestaltung bei einigen polyploïden kulturpflanzen, Grana palynologica, **1**, 2 (1956).

Roland-Heydacker F. in M. Van Campo et Col. — Palynologie Africaine V. Bull. I.F.A.N., **26**, série A (1964).

Saito Y. et Hashizume H. — Studies on a triploïd tree of *Cryptomeria japonica* selected in the planted forest. Bull. Tottori Univ. For. **1** (1958).

Tammes P.L.M. — On the origin of number and arrangement of the places of exit on the surface of pollen-grains. Rec. Trav. Bot. néerland. **27** (1930).

Van Campo M. — Quelques pollens d'hybrides d'Abiétacées. Zeits. f. Forstgenetik u. Forstpflanzenzüchtung, **4**, 4 /5 : 123-126, 4 fig. (1955).

Van Campo M. — Palynologie africaine : II. Bull. I.F.A.B., **20**, série n° 3 : 753-760, 25-48 pl. h.t. (1958).

Wodehouse R. P. — Pollen grains in the identification and classification of plants V *Haplopappus* and other Astereæ : the origin of the furrow configurations. Bull. Torrey bot. Cl. **57**.

Wodehouse R. P. — Pollen grains. Mc Graw-Hill book Company New-York (1935).

L'ÂGE DES ANGIOSPERMES EN GÉNÉRAL, ET DE QUELQUES ANGIOSPERMES EN PARTICULIER

par Léon Croizat

Mr. L. Croizat est bien connu pour ses idées originales qu'il défend parfois avec véhémence dans le feu de sa passion pour la vérité scientifique. Il les a développées dans plusieurs très importants ouvrages de langue anglaise, malheureusement donc peu accessibles à de nombreux lecteurs français. Nous avons pensé qu'il fallait faciliter à ces derniers la connaissance des conceptions, même les moins conformistes, de Mr. Croizat, et c'est pourquoi nous lui avons demandé de résumer en langue française, dans le cadre d'un ou deux articles de revue, l'essentiel de ses idées capitales. Bien entendu « Adansonia » ne prend nullement à leur égard des responsabilités qui n'appartiennent qu'à l'auteur.

Des habitudes de pensée acquises par l'enseignement initial, puis par la routine et l'âge, nous font considérer parfois comme définitives des notions scientifiques dont la faveur temporaire est pour une part due à l'époque dans laquelle nous vivons, aux idées qui sont dans l'air. Toute l'histoire des sciences naturelles est faite de suites de conceptions divergentes, tandis que certaines paraissent à un moment triompher dans l'esprit d'une génération, avant de tomber dans l'oubli avec la génération suivante. Pour éviter dans quelque mesure la lignification de la pensée, il nous paraît utile de laisser s'exprimer, quand l'occasion paraît en valoir le risque, des doutes ou des idées nouvelles qui germent dans des pensées intuitives. Des réflexions nouvelles permettront alors ou de consolider nos opinions, ou peut être — et quelquefois d'abord à notre insu — après une phase liminaire d'étonnement et de refus, de les infléchir et pourquoi pas d'en changer.

Nous croyons que Mr. Croizat est un naturaliste de choc que tout le monde a intérêt à mieux connaître.

A. Aubréville

* * *

Auguste de Saint-Hilaire s'étant rendu coupable de certaines digressions dans un de ses remarquables travaux, s'en excuse en disant : « La botanique est une science tellement philosophique et dont toutes les parties sont liées si intimement, qu'entraîné par mon sujet, je me

suis vu forcé de traiter plusieurs questions accessoires ». Nous avons, pour notre part, souvent souffert de cette nécessité de sortir du chemin qui va droit au but, et il nous est même parfois arrivé de ne pas savoir exactement quelle partie d'un sujet « philosophique » n'était réellement qu'accessoire. On peut chercher à rester à l'écart de la pensée, mais si on s'y laisse entrainer par nécessité, pis encore par goût, on en devient la victime. Elle est comme l'eau, qui cherche son niveau de tous les côtés à la fois.

Le sujet que nous nous proposons d'analyser ici d'une manière toute sommaire, exigera quelques digressions; disons plutôt qu'il nous forcera à atteindre des conclusions de détail en partant à la fois de plusieurs points de vue généraux. Toutes les parties de la botanique, au sens le plus large du terme, sont en effet enchevêtrées l'une dans l'autre, plutôt qu'elles ne sont liées aussi commodément que nos définitions d'école le voudraient. C'est pourquoi nous allons partager le présent article en plusieurs sections, dans l'espoir que l'ensemble pourra réussir à renseigner nos lecteurs sur des problèmes que les opinions courantes ont parfois beaucoup de mal à faire dominer.

A. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Un fossile, personne n'en doutera, est le témoin irréfutable de l'existence d'une plante ou d'un animal à une époque déterminée. Il est d'autre part certain qu'un tel document n'établit aucunement que la plante ou l'animal en question aient eu leur origine à la même époque.

Puisqu'en général l'évolution suit les mêmes principes dans tous les Règnes de la vie, il semble licite de commenter un exemple qui se prête bien à être exposé ici. Il concerne la Zoologie mais est tout aussi probant au regard de la science des plantes. On sait que l'Ornithorhynque — le curieux Mammifère en lequel se mélangent le mammifère vrai, l'oiseau et le reptile — n'est connu à l'état fossile qu'à la fin du Tertiaire. Par son *âge de fossilisation*, l'Ornithorhynque est donc Pliocène ou Pleistocène. D'autre part, ce *lusus naturae* représente un type biologique qui, par son *niveau d'évolution*, est évidemment beaucoup plus ancien que la paléontologie des faits ne le suggère. Nous sommes persuadé qu'on trouvera, en effet, peu de naturalistes disposés à croire que l'Ornithorhynque n'existait pas encore au commencement du Crétacé. Son *âge de fossilisation* et son *âge d'origine* diffèrent donc d'au moins 150 millions d'années. C'est un écart qui prête à la réflexion, et impose, évidemment, de la prudence à ceux pour qui l'*âge* de fossilisation est d'office le document suprême de la vie organique.

Les Mésanges, les Bergeronnettes, les Pies-grièches appartiennent au monde contemporain. On en connaît toutefois des fossiles **(29)** [1] datant de l'Éocène Supérieur et de l'Oligocène, qui pour cette dernière

1. Les chiffres gras entre parenthèses renvoient à ceux de l'index bibliographique à la fin de l'article.

époque du moins, peuvent être rapportés ou presque, aux genres de nos jours. Quaternaires par leur *âge, en général*, et du Tertiaire Inférieur par leur *âge de fossilisation*, ces oiseaux d'apparence fragile sont donc presque aussi vieux, si ce n'est même plus vieux, que les Pyrénées, les Alpes, les Andes et les Himalayas de notre géographie. Howard est nettement de l'avis que les Passériformes se sont individualisés comme groupe à partir du Crétacé Inférieur. On ne péchera donc pas par imprudence, si l'on admet que l'*âge d'origine* de ces oiseaux se situe vers la fin du Crétacé supérieur au plus tard. A cette époque une Mésange était déjà une Mésange, bien qu'elle ne fût pas encore tout à fait le *Parus major* de nos vergers. Fait remarquable : *Conuropsis fratercula*, Perruche du Miocène moyen *(âge de fossilisation)* du Nébraska E.U. **(46)**, appartient à un genre qui vivait toujours dans les mêmes parages il y a environ un siècle et demi. A ce point de parenté, le fossile vieux d'une trentaine de millions d'années et l'individu vivant, ou récemment disparu, ne font qu'un.

Tout le monde est familiarisé avec les « arbres généalogiques » qui décorent aussi bien nos manuels scolaires que les œuvres les plus savantes. Personne ne dira que ce sont des faux par vice de conception, bien au contraire, même si ce qu'ils proclament ne satisfait pas toujours chacun. Ces « arbres » seraient inconcevables si leurs auteurs se refusaient à admettre l'idée de *séries parallèles de développement*, ce qui entraîne par contre-coup la notion de *simultanéité d'origine* des groupes dont le niveau est comparable par rapport à un fonds ancestral commun.

La botanique est de nos jours une science de paradoxes. Si ce que nous venons d'affirmer au sujet des séries parallèles de développement et de la simultanéité d'origine paraît être, et est en fait, indéniable, on pourra toujours trouver dans les papiers de notre *scientia amabilis* de quoi le nier. En effet, une des grandes questions de la systématique dans nos ouvrages a toujours été : par où commencer? Certains auteurs débutent par les « Polypétales », d'autres par les « Amentifères », et personne n'est d'accord quand il faut dire si c'est au Magnolia ou au Bouleau que revient la première place dans l'arbre généalogique des Angiospermes. On devrait donc en conclure que des séries parallèles de développement commençant par un Magnolia ou, au contraire, par un Bouleau sont illusoires, car elles s'opposent et que la simultanéité d'origine peut s'appliquer peut-être à une Guimauve et à un Tilleul;, mais est prouvée fausse par un Magnolia et un Bouleau. Où en sommes-nous donc?

Nous en sommes exactement là où Augustin Pyrame de Candolle en était en 1813. Si Hutchinson pense toujours **(32)** qu'une « Polypétale » est plus « primitive » qu'une « Sympétale », etc., Augustin Pyrame de Candolle savait, lui parfaitement **(7)**, que toute « Série linéaire » de familles botaniques (et par contre-coup zoologiques) ne peut-être qu'artificielle. Il avertissait en effet très nettement que : il n'existe pas dans la nature des séries continues.... On peut suivre deux méthodes, savoir, de monter du plus simple au plus composé..... ou bien de descendre

du composé au simple.... *La question est en elle-même de peu d'importance* » (souligné par nous).

Or bien, si la « classification linéaire » est forcément artificielle, mais s'il est d'autre part certain que des séries parallèles de développement existent et que la simultanéité d'origine est, somme toute indéniable, les « véritables rapports » dont se souciait un peu académiquement de CANDOLLE sont à rechercher tout autrement que comme HUTCHINSON et, avec lui, la plupart des systématiciens le voudraient aujourd'hui. Si Magnolia et Bouleau existent tous les deux comme faits de nature; si ces plantes s'opposent par toute une grande série de caractères mais sont toutes les deux des « Angiospermes », s'il est impossible de les raccorder au *niveau de l'angiospermie*, ce dont fait nettement foi le litige plus que séculaire entre les partisans des « Polypétales » et ceux des « Amentifères », la conclusion s'impose que : 1° Ou bien la systématique n'est que paradoxe et illusion, et la botanique est une science de rêves plutôt que des réalités; 2° Ou bien, ne pouvant se raccorder au niveau de l'angiospermie *Magnolia et Bouleau se raccordent forcément au niveau de la pré-angiospermie.* Ceci admis, on pourra mettre de l'ordre dans nos notions de séries parallèles de développement et de simultanéité d'origine — ces notions sont en effet évidentes, et n'ont rien à voir avec des litiges artificiels tels que ceux dont la botanique a été le théâtre à partir de 1813 — par une démarche qui évitera les vieux égarements et fera concevoir l'âge des Angiospermes autrement qu'on ne le fait aujourd'hui. La solution que nous avons donnée à « l'affaire Polypétales-Amentifères » ne rentre pas évidemment dans les vues courantes **(13)** puisqu'elle raccorde l'angiospermie à la pré-angiospermie, condition essentielle d'explication des rapports entre un Magnolia et un Bouleau, **(14)** mais revient, elle aussi, aux notions des séries parallèles de développement et de la simultanéité d'origine. On conçoit aisément que ces notions interviennent dans la question de l'évolution des Angiospermes dans le temps, et dans toute « question accessoire » qui s'y rattacherait. En effet, ces notions visent implicitement à englober dans la même synthèse l'*âge de fossilisation* avec l'*âge d'origine*, en déterminant enfin le *processus de développement* qui est responsable, à un moment donné quelconque, du document fossile. Il est évident, à notre sens, que ce processus englobe aussi bien l'angiospermie classique que les phases de la pré-angiospermie qui l'ont amorcée. On ne comprendra jamais l'une sans savoir ce qu'il en est de l'autre.

S'il est peut-être vrai que l'idée de rattacher *nettement* l'angiospermie à la pré-angiospermie nous revient, tout le reste de ce que nous venons d'exposer est du domaine courant, ce qui montre que rattacher les deux est, somme toute, nécessaire. Par exemple : WOLFE et BARGHOORN affirment **(48-13)** que : « A valid functional relationship exits in temperate latitudes between the age of a fossil flora and its generic composition. With time this relationship throughout much of the Cenozoic is feature by steadily increasing modernization on a broad regional scale ». On ne saurait affirmer la *simultanéité et la continuité de développement par*

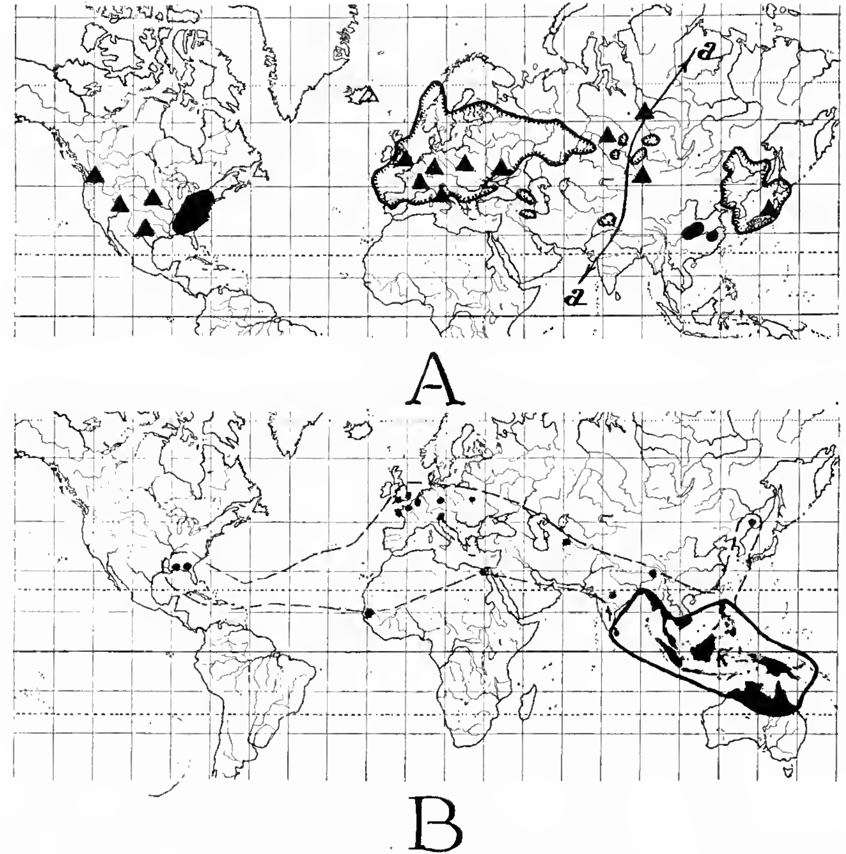


Fig. 1. — **A** : La distribution de *Liriodendron* (Magnoliacées), vivante (noir) : Chine et aux États-Unis et fossile (triangles). La distribution de *Tilia cordata* et de ses alliés (trait hachuré; la ligne **a** sépare les formes d'affinité orientale et occidentale, respectivement). — **B** : La distribution de *Nipa* (Palmae) vivante (noir, en trait plein) et fossile (cercles, en ligne interrompue). —
Observation. — On remarquera que l'Angleterre ne joue dans ces distributions vivantes ou fossiles, que le rôle d'une station toute secondaire.

séries parallèles aboutissant pas à pas à la « modernisation » de tout un ensemble de flores d'une manière plus tranchante que ne le font Wolfe et Barghoorn. Naturellement, ce qui est vrai des flores fossiles des régions tempérées ne peut être faux des flores fossiles et vivantes autre part. Si nos arrière-grands-pères ont cru aux « hommes-chiens », aux « hommes sans tête » etc., et si nous croyons toujours des choses qui ne sont pas moins troublantes dans beaucoup trop de domaines de la vie courante et scientifique, le fait est que l'exploration du monde, et l'étude des flores fossiles nous ont démontré depuis assez longtemps que rien ne peut être extraordinaire ou soudain en ce bas monde. Il est de fait

que nous avons beaucoup plus de microfossiles des régions tempérées que nous n'en avons des régions tropicales à l'heure actuelle, mais ce n'est pas là le signe que la nature a pu être mise en défaut sur un point quelconque du globe à n'importe quelle époque.

Ce que Wolfe et Barghoorn nous ont appris n'est, naturellement en rien exceptionnel. Il suffira de feuilleter la littérature scientifique courante pour en avoir la confirmation. Il ne nous est pas permis d'abonder ici en citations, mais deux textes au moins nous paraissent mériter un rappel, dans l'espoir que nos lecteurs voudront bien s'occuper eux-mêmes de parfaire l'œuvre de recherche et de pensée qui s'impose. Les voici : 1° le pourcentage des genres de plantes qui vivent actuellement aux îles Britanniques a varié dans le courant du Tertiaire **(13)** de la façon suivante : *a*) Éocène Inférieur 2 %; *b*) Éocène Supérieur 23 %; *c*) Oligocène Inférieur 34 %; *d*) Miocène/Pliocène 59 %; *e*) Pliocène 53 %; *f*) Pliocène Moyen 78 %; *g*) Pliocène Supérieur 97 %. On ne tirera pas de ces données la conclusion que la nouvelle flore anglaise a été créée de toutes pièces pour l'occasion. Il ne s'agit au fond que de l'extinction d'une flore très tempérée et, en partie, même subtropicale qui a cédé sa place à une flore tempérée ou froide. Il suffira pour en avoir la preuve de comparer les distributions fossiles et courantes de genres (**Fig.** 1); tels que *Nipa*, *Liriodendron* et *Tilia*. — 2° Dans une très belle analyse des changements survenus dans l'avifaune de Californie peu avant et après l'Age Glaciaire, Howard **(29)** nous apprend que « Viewed in its general aspects, the change from Pleistocene to Recent time in California is largely one of redistribution end rebalancing of species... The bird life of California to-day is but a continuation of the most adaptable Pleistocene types, shifted about geographically to accomodate to changing local conditions ». Rien au fond ne change, qu'il soit question d'animaux ou bien de plantes.

Souvent exagérée, l'importance des âges glaciaires quaternaires et récents n'a, en biogéographie générale **(13)** que la valeur d'un épisode.

Dans les mathématiques, la notion de fraction implique nécessairement celle d'unité. En biologie, du moins pour ce qui revient particulièrement à la classification, à la phylogénie, à la morphogénie, à la morphologie, à la biogéographie, la notion d'individu n'est que le corollaire de celle de groupe. L'âge et l'origine d'un Chêne ou d'une Mésange ne sont susceptibles d'analyse valable que dans le cadre de l'âge et de l'origine des Fagacées, des Passereaux et, en fin de compte, des Angiospermes et des Oiseaux en général. C'est intuitif mais, ainsi que nous le verrons, les vérités de La Palisse sont loin d'être du domaine courant. On pense presque toujours à tout sauf à elles. Les pires égarements dont l'histoire des sciences a gardé le souvenir sont dus à des partis-pris dont la génèse et les suites sont des défis au bon sens.

B. L'ÂGE DES ANGIOSPERMES, EN GÉNÉRAL

Il est, pour nos lecteurs autant que pour nous, fort instructif de puiser dans deux travaux de la même école, et très récents, des renseignements au sujet de l'âge des Angiospermes comme ceux que voici : 1° « The time of the origin of the angiosperms, whether Palaeozoic, Cretaceous or, as is more probable, intermediate between them, is not known. The fascinating potentialities of the Paleontological record make it possible and even likely that to-morrow's discoveries will outmode to-day's speculation. Despite its vagaries and imperfections, the fossil record remains our best index to relationships involving geologic time; and it does not bear out speculations on the origin of the angioperms in the Palaeozoic era » **(40)**. — 2° « Cretaceous pollen assemblages, particularly those from the early Late Cretaceous, contain a wealth of angiosperm forms whose detailed pollen morphology is unlike that of known living plants. In many cases pollen cannot be assigned to families; where families can be recognized, modern generic assignments may be difficult or impossible ».

Un des auteurs cités ci-dessus **(36)** nous dit pour sa part « The earliest unequivocal angiosperm leaves and pollen occur in strata of Albian age (late early Cretaceous) in Portugal, Northern Europe, and in the New World. This conclusion is interesting in the light of current theories that angiosperms had their origin during the Palaeozoic. Those arguments would be more convincing if they were based on undoubted fossil evidence ».

Nous ajouterons à ces opinions d'auteurs Nord-Américains celle d'un Anglais **(31)** qui est fondée sur le fait : « Angiosperm history began in mid-lower Cretaceous time ». Il nous paraît inutile d'aller plus loin dans l'exposé de l'opinion, car ce que nos lecteurs viennent d'apprendre de palynologistes Anglo-Saxons avertis répond, plus ou moins, mais toujours pour l'ensemble assez exactement à ce qu'on pense de la question partout dans le monde à l'heure qu'il est.

En résumant ce que nous venons d'exposer, nous concluerons : 1° Certains auteurs (Leopold, Hugues) s'appuient entièrement sur l'âge *de fossilisation* du pollen des Angiospermes pour en déduire l'âge de ces plantes en général. — 2° D'autres auteurs (Scott, Barghoorn et Leopold), sans pour cela renoncer au même critère, admettent la possibilité que les Angiospermes remontent à une époque intermédiaire entre le Crétacé et le Paléozoïque, soit au Triasique-Jurassique comme terme moyen. Ces auteurs supputent l'âge des Angiospermes d'après un *processus de développement* qui, ayant commencé à se dérouler au Carbonifère Permien, a enfin abouti aux Angiospermes de type « moderne » entre le Crétacé Inférieur et Moyen. — 3° Il est implicitement admis par les auteurs cités que nos notions de palynologie sont aujourd'hui encore tellement imparfaites que nous ne pouvons rien faire du pollen

qui ne rentre pas dans les cadres de la morphologie conventionnelle de l'angiospermie « moderne ».

Ces litiges et ces constatations ne prouvent pour nous qu'une seule chose : la palynologie est toujours incapable de raccorder le *document fossile* au *processus de développement* dont le document fossile n'est que l'expression passagère. L'un n'exclut aucunement l'autre, et *l'âge vrai* d'un groupe est déterminé par une synthèse des deux. Il est donc absolument indispensable de mettre sur pied un système de pensée et une méthode d'analyse (et, par contrecoup de synthése) qui donnent le moyen de raccorder un fait de développement — fossile ou être vivant, grain de pollen ou toute autre chose que cela puisse être dans le cas particulier — au processus qui en est responsable. Le jour où cette pensée et cette méthode seront entre nos mains, tout le monde sera d'accord sur le pollen comme tout le monde est aujourd'hui d'accord pour admettre par exemple, que l'écaille d'une pomme de Pin revient malgré les apparences à un processus de « fusion » d'un brachyblaste fertile avec des bractés environnantes. Ce processus étant connu, les nombreux fossiles qui en attestent la marche au long des âges ne donneront lieu à aucun litige grave, car la pensée et le fait vivront désormais en paix l'un avec l'autre.

On nous dira qu'une méthode telle que celle que nous envisageons n'est qu'un rêve. Nous ne le croyons aucunement. A partir d'un heureux début, cette méthode nous est acquise depuis presque un siécle pour ce qui est des Coniféres classiques, et l'histoire du développement de leur fructification est une question largement réglée. Rien n'empêche d'en faire autant pour les Angiospermes, et nous nous y sommes déjà essayé dans nos *Principia Botanica.* Si nous nous sommes abstenu de toucher au grain de pollen pour des raisons sur lesquelles nous reviendrons plus loin, nous avons attaqué dans cet ouvrage de nombreux problèmes de la morphogénie et de la phylogénie de la feuille, de la fleur. etc. précisément dans le but de permettre, á partir de la plante d'aujourd'hui, la reconstitution de la plante qui fut jadis, et de passer logiquement de l'angiosperme « moderne » à la pré-angiosperme. Il se peut que ce que nous avons entrepris n'ait pas réussi à la mesure de nos espoirs, mais, en tout cas, d'autres sauront mieux faire ce que nous aurons hélas, achevé seulement en partie et assez gauchement. Ce que la science exige ce sont les *principia botanica* du grain de pollen, en somme ce qu'un auteur nord-américain de haute classe a invoqué sous le titre de : « A reliable Phylogeny of successively modified ontogenies ». C'est pour nous un très grand honneur, bien entendu, de voir exprimer nos propres idées par une telle plume.

Dans l'intervalle, rien ne sera perdu pour la science, si les palynologistes s'abstiennent en France et ailleurs, de répéter que tout n'est que « théorie » au delà de ce qui tombe sous leurs microscopes. Les faits ne se sont jamais « interprétés » d'eux-mêmes, car ils ont toujours été interprétés différemment par des esprits divers, dont quelques-uns ont eu raison alors que d'autres ont eu tort.

Concluons : nous savons aujourd'hui très peu du grain de pollen et de son évolution en dépit d'une littérature sur le sujet qui est déjà imposante. Il se peut que des esprits clairvoyants soient à l'œuvre à l'heure qu'il est, dont nous ignorons, nous, les buts, les espoirs et les travaux. Ce que nous entrevoyons est clair en tout cas : il est des contrées de l'Œcumène où le conformisme le plus plat domine la pensée. Il est d'autres pays de l'Œcumène où le jeu des idées, le goût de l'analyse et de la synthèse, l'esprit de recherche individuelle survit par-ci, par-là. Il nous paraît possible que des opportunités de progrès rapide s'offrent aujourd'hui aux chercheurs de ces derniers pays. Le besoin de « reliable phylogenies of successively modified ontogenies » est intense, et quelque membre de la science de langue française pourrait bien s'y essayer. Pourquoi pas? La France, par exemple, a dominé la pensée botanique jusqu'au jour où Augustin Pyrame de Candolle **(13)** fit sien le « carpelle » de Gœthe. Si jamais quelqu'un avait soufflé mot à Cuvier, que les plus inquiétantes propositions de Lamarck **(12)** valaient la peine d'être soigneusement écoutées, la zoologie française eût gagné ce qu'elle perdit alors. Que réserve l'avenir à la pensée française? Voilà une question que ceux qui en connaissent toute la puissance et la faiblesse se posent non sans angoisse au sein de l'heure trouble que nous vivons dans tous les domaines de la vie contemporaine. La science n'est qu'une partie de la vie.

C. RÉFLEXIONS SUR L'AGE DES ANGIOSPERMES, EN DÉTAIL

Des paléobotanistes qui font autorité viennent de nous apprendre que le Hauterivien[1] de Californie leur a livré un : « Well preserved fruit that may represent an extinct angiosperm of the family *Icacinaceae* ». Ce fossile Californien *Onoana* gen. nov., est tellement voisin d'un autre qui fut rencontré quelques années plus tôt dans le Valaginien de Vaucluse en Provence, que les auteurs que nous venons de citer en font un seul genre.

Si *Onoana* est bien « icacinée » ou s'il n'est au contraire qu' « icacinoïde », est une question que nous nous dispenserons d'analyser. Si le systématicien le plus subtil rencontre souvent de graves difficultés dans son travail avec la flore contemporaine, on s'imaginera ce qui lui incombe **(13)**, lorsqu'il a affaire avec des fruits vieux d'environ 150 millions d'années. Un fossile est un fait, nous le voulons bien, mais combien difficile à interpréter. En tout cas, ce qui est pour nous ici l'essentiel,

1. Ainsi qu'on le sait, le *Néocomien* correspond au Crétacé Inférieur et se partage, du plus ancien au plus récent, en : *Valanginien, Hauterivien, Barrémien, Aptien.* D'après Abrard, l'Albien que Leopold assigne au « late Early Cretaceous » est le premier âge du Crétacé Moyen suivi, en montant l'échelle des temps géologiques, par le *Cénomanien* et le *Turonien.*

Onoana n'est ni un Magnolia ni un Bouleau, mais une forme qui rentre dans la moyenne de l'angiospermie courante. C'est dire que, du fait de se retrouver vers le centre plutôt qu'aux extrémités de l'angiospermie, *Onoana* nous fait savoir en vertu du principe de la *simultanéité d'origine* qu'à l'aube du Crétacé l'angiospermie avait déjà atteint un remarquable degré d'épanouissement autant dans l'espace que par la forme. Espace et forme exigent, naturellement, du temps.

La position systématique des Icacinacées modernes est fort difficile à fixer exactement, en raison des innombrables affinités qu'elles montrent et suggèrent. Baillon, dont le flair fut pourtant exceptionnel, et dont les « sottises » sont très souvent plus intéressantes que les marques de « sagesse » d'autres esprits, se trompa pour une fois, croyons-nous, en plaçant les Icacinacées parmi les Térébinthacées, près des Anacardiacées. Hutchinson fait des Icacinacées des « Célastrales » **(32)**, mais leur donne comme alliées les Cyrillacées, les Empétracées etc..., ce qui nous semble peu approprié. Nous sommes de l'avis, en effet, que, sauf pour certaines lignées, la classification par ordres, chère à Hutchinson, se heurte au fait d'un enchaînement tellement étendu et tellement profond [1] qu'il est impossible d'en venir à bout par des « séries linéaires ». Nous sommes de l'avis **(13)** que les Icacinacées se placent au cœur d'un grand écheveau d'angiospermie qui, sans pour cela se laisser classifier par ordres taxonomiques nettement définis **(13)** peut être rattaché sans inconvénient majeur à l'affinité des Célastracées, Thyméléacées, Flacourtiacées. En résumé, *Onoana* pourrait faire famille à part, revenir à l'une ou à l'autre des grandes familles que nous avons rappelées, ou à des familles de leurs alliances, sans pour cela changer en rien ce que nous devons en penser ici.

Naturellement, nous ne pouvons que répéter que l'*âge de fossilisation* d'*Onoana* ne date aucunement l'*âge d'origine* des Angiospermes. Si quelqu'un voulait approfondir la question, nous le prierions de bien vouloir dresser un arbre généalogique des Angiospermes, et de nous expliquer sans s'écarter du bon sens — le bon sens est un argument scientifique formidable — comment les Flacourtiacées, Célastracées, Thyméléacées, etc... ont pu exister sans que par suite existassent aussi les Euphorbiacées, les Malvacées, enfin, les Magnoliacées et les Bétulacées, deux familles qui — tous les botanistes sont d'accord — sont fort « primitives ». En bref, pour qu'*Onoana* ait pu, elle, exister, tous les grands groupes de l'angiospermie moderne devaient eux exister, que ce soit comme Icacinacées, Icacinoidacées, sub-Icacinacées, pré-Icacinacées, etc... Il nous paraît inutile de jouer sur les mots, car nous ne cherchons pas ici à faire de la classification, mais à tâcher de comprendre quand et comment ont

1. En voici un exemple : Les Euphorbiacées se rapprochent autant des Sterculiacées que des Flacourtiacées. Ces dernières mènent aux Passifloracées et aux Tiliacées à la fois. Les Tiliacées et les Sterculiacées se raccordent aux Malvacées. Sans pour cela aller chercher plus loin, une Épurge, un Cacaoyer, un Tilleul, une Grenadille, une Guimauve sont des « alliés » beaucoup plus proches qu'il ne peut le paraître. Ce serait absurde — et c'est en effet absurde si on ne s'en tient qu'à la morphologie florale de ces plantes — si ce n'était vrai.

été formés les groupes qui en font l'objet. C'est une différence qu'on ignore souvent, mais à laquelle nous nous voyons obligé de tenir [1].

La question n'est donc pas de savoir si les Angiospermes existaient ou non avant le Néocomien, puisqu'il est déjà certain qu'elles existaient avant cette époque, et avaient atteint à ce moment un degré d'épanouissement tel qu'il nous assure qu'*Onoana* n'est aucunement un cas exceptionnel dans leur histoire. *La question est de savoir ce qu'étaient les Angiospermes avant le Néocomien, et à quoi devrait-on les reconnaître.* C'est là une question capitale autant pour la botanique que pour l'évolutionnisme en général, et nous formulons une fois de plus le vœu que les palynologistes veuillent bien s'en occuper sans retard, en n'écrivant pas aujourd'hui ce qui serait erroné ou mal à propos demain. Insister sur l'*âge de fossilisation* ne sert à rien chaque fois qu'on est appelé, au contraire, à affronter tout un *processus* dont le document paléontologique ne marque qu'un jalon [2].

Dans l'attente que les palynologistes veuillent enfin nous faire part de ce qu'ils savent, nous dirons que ce que nous pensons de l'origine et de l'âge de l'angiospermie est assez simple. En résumant ici ce que nous avons dit ailleurs **(13)** le voici : 1° une *tendance* nettement marquée veut que chez les végétaux en général, les organes destinés à la reproduction soient « réduits » par rapport à ceux de la végétation. La feuille d'une Cycadacée, la fronde ovulifère de *Cycas*, l'écaille du cône de *Zamia* en disent plus long à simple vue que tout un imposant traité; 2° cette tendance est aussi très nettement marquée chez les Conifères classiques. L'aiguille de *Sciadopytis* **(13)** est notoirement une fronde (ou « frondoïde », « ramulus », etc.) réduite aux deux « folioles » de l'apex ou de la base [3]. L'écaille du cône revient toujours, quelle que puisse en être la

1. A partir de 1859, presque tout le monde a cru que la biogéographie n'était qu'une annexe de la classification. Ce faux départ a imposé a d'innombrables auteurs l'idée de « discuter » la « Geographic Distribution » en s'appuyant exclusivement sur les taxons de la classification. C'est une erreur : ce serait désordre pur que de mettre ici sur pied une imposante discussion pour savoir si *Onoana* est, ou non, une Icacinacée aux termes de la définition de la famille qui est courante d'après nos textes. La biogéographie scientifique ne se sert des taxons de la classification que dans le but d'analyser quand, pourquoi et comment ils sont *devenus* tels que nous les connaissons aujourd'hui.

2. On nous dira que, puisqu'il en est ainsi, il n'y a qu'à empiler des jalons pour que le processus s'explique de lui-même. C'est vrai dirait-on, mais en empilant d'innombrables observations qui indiquaient le contraire, l'Homme a néanmoins cru pendant un temps assez long que le soleil tournait autour de la terre. On ne voit que ce qu'on est préparé à voir, et on ne se prépare à rien si l'on attend que tout se fasse par soi-même. La science par rapport à l'Homme est loin d'être une abstraction : elle est un simple problème de psychologie courante. Elle vit de l'esprit des temps comme une plante vit de la terre de son pot. Attendre est inutile : il faut faire, en le sachant, ce qui est nécessaire, sans le moindre retard. C'est l'esprit qui doit être prêt avant tout.

3. C'est la même *morphogénie* qu'on retrouve chez la feuille de *Bauhinia* et, en général des Angiospermes. On ne confondra pas *l'homologie de morphogénie* avec la *parenté*. Les grandes morphogénies du monde végétal, passé et présent, sont fort peu nombreuses. Ceux qui les connaissent peuvent sans difficulté analyser, d'après les mêmes principes et en suivant la même méthode, les plantes les plus anciennes et les plus modernes.

morphologie en grand détail, une *morphogénie* de « fusion » et de « réduction » **(14)** entre un brachyblaste fertile et des « bractées » de son entourage. L'énorme « pomme » de certains pins d'Amérique (p. ex. *Pinus lamberliana*, *P. reflexa*, etc...) **(26)** se réduit pas à pas à la « baie » du Génevrier[1]; 3° néanmoins chez les Conifères classiques, la graine a atteint son plein développement **(14)** avant que la fécondation ne se fasse, et le cône survit toujours comme tel à la réduction la plus poussée, sans pour cela jamais devenir une « fleur ». Il en est autrement, ainsi qu'on le sait, chez les Angiospermes. Nous avons fait observer depuis longtemps **(10)** que l'ovaire de ces plantes est prêt à assurer ses fonctions à un moment où il est toujours à l'état embryonnaire par sa structure et son anatomie. Cette notion est tellement évidente que nous n'osons pas croire que c'est réellement nous qui l'avons formulée le premier. En tout cas, elle est aujourd'hui courante chez des auteurs (p. ex. Takhtajan, Proizkhojdémie Pokrytosémionnikh Rastenii, 1961) qui voient dans l'angiospermie la réalisation de tendances « néoténiques »; 4° une fois la fécondation accomplie, l'ovaire commence son vrai développement en devenant le fruit. Comme tel, l'ovaire nous rappelle très souvent, sous de nouvelles apparences **(13.)**, le strobile ancestral; 5° il n'est pas exact que l'angiospermie ne soit qu'une affaire de style et de stigmate. Nombre d'Angiospermes ont des ovaires » ouverts » à l'état de jeunesse **(13)** et chez certaines l'ovaire ne se ferme jamais complètement. La « bisexualisation » de la fleur femelle amorcée chez les « Amentifères » atteint son plein effet chez certains groupes, mais est éliminée par suppression congénitale chez d'autres. On retrouve dans cette même famille de frappants exemples du passage de l'« inflorescence » à la « fleur », qui, à bien chercher **(13)**, sont loin d'être uniques. La pré-angiospermie survit, en fait, à peine masquée chez les Angiospermes soi-disant « typiques »; 6° On ne s'étonnera pas que ce soit bien au niveau de la pré-angiospermie, voir même de la non-angiospermie **(13)** que se raccordent les plantes telles que le Magnolia et le Bouleau, qu'il est *franchement impossible* de « raccorder » l'une à l'autre au niveau de l'angiospermie.

On sait **(14)** que l'embryogénie des Angiospermes a un cachet particulier et l'on retrouve dans la caryologie sexuelle de ces plantes des figures **(14)** qui sont très suggestives. Heureusement, des auteurs qualifiés nous ont déjà fait connaître que l'angiospermie paraît trouver sa raison d'être la plus profonde dans des altérations de l'embryogénie et par suite, de l'organogénèse. Si quelqu'un ne nous l'avait pas enseigné, nous l'eussions probablement « découvert » nous-même. En effet, cette idée explique ce que rien d'autre ne peut expliquer, et selon le déroulement que voici : 1° Vers une époque qui se situerait pour nous au Permien,

1. Ce fut vers 1830 que la botanique vit se formuler définitivement deux notions de la plus haute importance, celle de l' « écaille » des Conifères et celle du « carpelle » des Angiospermes. La première fut bien comprise, la seconde tout le contraire dès le début. Il résulta de cette différence qu'aujourd'hui nous savons infiniment plus de toute l'évolution des Conifères que ce que nous comprenons, même très partiellement, de celle des Angiospermes.

et en raison de circonstances qui seraient probablement en rapport avec les glaciations de cet âge, un groupe de plantes qui, pour nous du moins, ne serait pas loin des Corystospermacées et de leurs alliées **(13)** fut touché par une modification du processus jadis normal de son embryogénie. 2º Cette modification déclencha une tendance, arrêtée *grosso modo* chez les Conifères classiques au niveau morphologique de la « baie » du Genévrier, qui activa la réduction et l'altération du strobile ancestral en le transformant en « fleur ». Cette tendance prit un cours très différent chez par exemple, les Magnoliacées et les Bétulacées **(14)**, mais elle fit de toutes ces plantes des « angiospermes » par *tendance* si ce n'est immédiatement par *morphologie*. 3º Une fois amorcée, une *tendance* morphogénique telle que celle que nous envisageons, peut se dérouler par des modifications *morphologiques* à des vitesses très différentes. De « bonnes espèces » du même genre peuvent, en effet, avoir des âges **(14)** qui sont très loin d'être les mêmes. 4º La *morphologie* florale peut suivre des courants de développement qui diffèrent nettement chez des groupes alliés (voir, p. ex., *Magnolia* et *Drimys*, les Monimiacées en général, les Hamamélidacées, etc...) tout en prenant comme point de départ des *loci* communs de *morphogénie*. 5º Il est impossible de savoir si l'angiospermie s'amorça simultanément chez les formes d'un seul groupe ou de plusieurs groupes à la fois. Quoiqu'il ait pu en être, nous sommes porté à croire que les Angiospermes ne remontent pas à un seul ancêtre qui en serait la « Urpflanze ». Pour nous, ces plantes sont *polyphylétiques* par origine, *monophylétiques* par tendance. Nombre de leurs ancêtres ont sans doute disparu par extinction; d'autres sont devenus par continuation de tendance des Angiospermes conventionnelles. 6º Nous croyons toujours que c'est bien dans l'hémisphère Sud que l'angiospermie s'amorça, mais nous sommes persuadé que dès le Triasique-Jurassique les « Angiospermes » avaient gagné les domaines où leurs descendants vivent toujours, naturellement modifiés par environ 175 millions d'années de développement postérieur. 7º Nous ne sommes aucunement de l'avis que l'angiospermie prit naissance chez des formes inféodées à des climats « montagnards » ainsi que le veut l'opinion courante. Bien au contraire, les pré-angiospermes (= Angiospermes par tendance plutôt que par morphologie) furent pour nous des « mauvaises herbes » du littoral et de son hinterland **(14)**, ce qui en explique de façon satisfaisante la rapidité de diffusion et la plasticité. Aujourd'hui encore **(14)**, c'est le littoral qui peuple la montagne, et c'est la plaine qui « monte à l'assaut » des hauteurs **(14)**. Le climax meurt si l'ambiance change en faisant place aux « ubiquistes » d'allure agressive. 8º Aux idées que nous venons d'exposer l'analyse panbiogéographique apporte un concours puissant, et ce qu'elle nous révèle s'accorde parfaitement avec les *principia botanica* que nous soutenons. Naturellement, nous ne sommes aucunement surpris quand des auteurs qui ne connaissent ni cette analyse, ni ces principes sont peu portés à faire état de nos conclusions et à citer nos travaux. Les nier présente toujours quelque difficulté; les accepter impose des changements profonds de *conception* dont ceux qui voient et professent autrement ne peuvent s'accommoder

de gaîté de cœur. C'est humain, et la science n'est rien d'autre qu'humaine, elle aussi. On viendra à ces idées dès que l'état de l'opinion aura changé.

Nous croyons avoir montré qu'en dépit de l'abondance des matériaux apportés à la recherche par la flore vivante, la botanique est toujours loin d'avoir bien compris l'importance de la cléistogamie, de la zygomorphie, de l'hétérostylie, de l'amphicarpie, etc..., dans le développement des Angiospermes. Nos connaissances de morphogénie sont toujours à l'état rudimentaire, et le culte des faits est souvent un obstacle sérieux à la compréhension des tendances. Tel étant le cas pour la flore vivante, on doit se demander ce qu'il en est de la flore fossile, du moins pour ce qui revient à l'angiospermie et à la pré-angiospermie. Saura-t-on jamais déceler dans un fossile des *tendances d'embryogénie?* Comment des naturalistes habitués à penser que la « sélection naturelle » est tout, et l'orthogénèse une vue de l'esprit, pourront-ils suivre la marche de l'angiospermie qui est de la pure orthogénèse de tendance? Ce n'est pas des fossiles que nous avons le plus grand besoin, mais d'une manière de penser qui nous les fasse reconnaître pour ce qu'ils sont en vérité. Cette manière de penser nous est largement acquise pour ce qui est des Conifères classiques, mais répétons-le, elle nous manque toujours pour ce qui se rapporte aux Angiospermes et à leurs ancêtres. L'idée, pourtant si féconde, que la « pomme » d'une Cupressacée ne peut être opposée absolument à la fleur d'une Angiosperme **(13)**, est aujourd'hui encore rejetée comme indigne de l'attention de tout botaniste sérieux. Il suffit de jeter un coup d'œil sur les « fruits » d'un Aulne pour se rendre compte qu'un botaniste vraiment sérieux devrait penser tout autrement.

Naturellement, il est très peu probable que la longue histoire des tendances auxquelles est due l'évolution du strobile, de la fleur, de l'ovaire et de l'ovule n'ait pas eu de contrepartie dans l'histoire du développement du pollen et de son grain. Que sont donc les « mystérieux » grains de pollen que la palynologie courante est incapable de situer dans le cadre de la pré-angiospermie/angiospermie? On dirait que cette science attend toujours son HAÜY, l'esprit à l'œil d'aigle capable de déceler, parmi l'accumulation immense des formes en désordre, les grandes lignes directrices destinées à en faire, grâce à quelques mots précis, une armée disciplinée à la voix de la raison. HAÜY fut Français.

Il nous reste un mot à dire ici au sujet de la « piste » Californie-Provence attestée par la distribution géographique d'*Onoana*. Ainsi que tout biogéographe bien informé le sait, les grandes « pistes » de la distribution courante ont le même âge que les Angiospermes elles-mêmes. Précisons : nous n'affirmons pas que ce sont les Chênes, les Pissenlits, les Bruyères de notre temps qui ont « émigré » au long de ces « pistes » jurassiques. Nous disons tout simplement que ces grandes « pistes » doivent être attribuées aux ancêtres de la vie « moderne ». Elles relient, en effet, des domaines de survivance et de néo-formation en Afrique du Sud, Méditerranée, Malaisie, etc... atteints dès l'aube de l'angiospermie par des pré-Chênes, pré-Pissenlits, pré-Bruyères, etc... Si ces domaines existent toujours, la cause en revient à d'heureuses coïncidences biolo-

giques et géologiques. Combien de ces domaines ont-ils péri depuis le Permien, c'est là une question à laquelle personne ne pourrait répondre à coup sûr. Si l'on pense à la distribution de *Phylica*, des Empétracées et des Éricacées Éricoïdées **(14)** et à la survivance d'une famille aussi nettement individualisée que les Didiéréacées **(38)** sur ce qui n'est aujourd'hui qu'un mince secteur de Madagascar **(13)**, on ne pourra éviter l'obligation d'admettre que les avatars de la géologie ont dû infliger de colossales pertes biologiques autant que géographiques, aux parties de la terre qui pourraient probablement nous renseigner le mieux sur la pré-angiospermie et l'angiospermie primitive. La circonstance fortuite, que les « premières » Angiospermes que nous connaissons par leur âge de fossilisation apparaissent au Néocomien/Albien dans l'hémisphère Nord, n'est aucunement suffisante pour nous conduire à penser que c'est bien à cette époque, et dans cette partie du monde, que l'angiospermie a pris naissance. On ne saurait en aucun cas oublier que, si la paléontologie fait connaître bien plus de l'hémisphère Nord que de l'hémisphère Sud, la biogéographie, elle, fait le contraire. Ce conflit n'est, bien entendu, qu'illusoire, car la nature ne ment ni par le pollen ni par la distribution, mais il prouve que la fossilisation — ce qui est d'ailleurs bien connu — a bénéficié dans le Nord de la terre d'avantages qu'elle n'a pas rencontrés ailleurs.

L'oublier aboutit à confondre l'absolu avec le relatif, en l'espèce, à retrouver dans le fossile ce qu'il ne montre réellement pas.

En tout cas, la « piste » Californie-Provence d'*Onoana* est banale. A peu de chose près des « migrations » du même type se présentent pour *Styrax* **(11)**, des Salamandres **(13)**, des Insectes **(13)**, des Écrevisses (voir aussi *Anillini* plus bas) **(13)**, des plantes dont l'aire dans le Nouveau Monde survit toujours alors qu'on n'a d'elles que des fossiles en Eurasie *(Decodon, Proserpinaca)* **(42)**, des plantes à aire double des deux côtés de l'Atlantique (*Triodanis*, Mac Vaugh, in Wrightia **1** : 13. 1945) etc... C'est, nous insistons, banal et *Onoana* ne fait qu'apporter une confirmation de plus à l'axiome **(12)** que *la distribution fossile et l'actuelle s'intègrent, ne se contredisent pas.* Naturellement, *Onoana* ne pourrait pas attester un processus général que *Styrax* nierait. Si l'on affirme assez souvent le contraire, c'est qu'en vertu de la « spécialisation » à outrance, dont la botanique et les sciences en général souffrent aujourd'hui, on ne connaît jamais bien les deux à la fois.

S'il existait, il y a de cela environ 150 millions d'années, une plante capable de donner en Californie et en Provence des fruits d'*Onoana*, c'est bien qu'à la même époque, d'autres plantes portant des fruits aussi différents que ceux d'un Aulne, d'un Magnolia et d'un Fusain existaient en Chine, en Nouvelle Guinée, à Cuba, etc. On nous dira que ce n'est qu'une *hypothèse*, et qu'il faut que *les faits* la *prouvent*, car rien n'est scientifique que les *faits* ne veuillent être vraiment tel. Nous répondrons que les *faits*, la prouvent et voici comment : 1° On admet couramment, car les faits l'attestent **(13)**, que la fleur des Angiospermes n'est qu'un strobile modifié. 2° On ne dira pas que la modification du strobile des

ancêtres des plantes à fleurs n'a donné qu'une seule fleur et un seul fruit, celui d'*Onoana*, car ce serait une absurdité contraire aux faits. On admettra naturellement, que l'évolution du strobile en fleur a donné une foule de types résultants dont le fruit d'*Onoana* n'est qu'un échantillon, somme toute, d'occasion. En effet, l'opinion courante a raison de penser que le « fruit » d'un Magnolia et celui d'un Aulne **(14)** représentent des dispositions d'organes qui doivent être « primitives » toutes deux, du fait qu'elles sont irréductibles l'une à l'autre au niveau de l'angiospermie. 3° A l'époque à laquelle *Onoana* fit son apparition, de nombreuses familles d'Angiospermes existaient, beaucoup d'entre elles ayant disparu depuis, d'autres ayant survécu, ce qui est attesté par le pollen fossile déjà entre nos mains. Aujourd'hui, de nombreuses familles d'Angiospermes existent et *Onoana* se raccorde à certaines d'entre elles plutôt qu'à d'autres. On ne dira donc pas qu'*Onoana* était au Crétacé ce qu'une Icacinée (ou plante icacinoïde quelconque) n'est aucunement à l'holocène. Ni *Onoana* ni *Icacina* n'ont jamais été seules au monde.

En conclusion : il est des naturalistes pour lesquels les *faits* ne consistent qu'en fossiles de leur choix, et pour qui tout le reste n'est que de la « théorie ». Pour nous, ces naturalistes ont tort, aussi bien en raison d'une défectuosité de méthode et de pensée, que par ignorance de *faits* nécessairement destinés à compléter ceux sur lesquels ils s'appuient à l'exception de tout autre, et à en modifier le sens.

D. ANALYSE DE L'AGE DE CREPIS ET DE NARCISSUS

Crepis (Composées, environ 200 espèces) et *Narcissus* (Amaryllidacées, environ 30 espèces) sont deux genres bien connus comme grands endémismes de la flore méditerranéenne. Des spécialistes qualifiés s'en sont occupés pendant de longues années, et ont écrit d'excellentes monographies pour tout ce qui concerne leur classification, leur cytogénétique, etc... Au même titre que *Zea*, *Gossypium* **(12 13)**, et *Pedilanthus* **(14)**, *Crepis* et *Narcissus* sont des genres que l'opinion courante des botanistes tient pour « achevés ».

Bien que la Botanique s'en proclame convaincue, nous avons, pour notre part, beaucoup de peine à le croire. Le fait est, qu'aujourd'hui encore, nous ne savons rien de certain de leur âge, et en voici la preuve apportée par la plume de grands maîtres :

1° Babcock Ernest B. **(4)** « *Crepis* probably originated about the Middle of the Tertiary period in early Miocene or late Oligocene ».

2° Fernandes Abilio **(21)** « Nous devons considérer très probable que l'espèce ancestrale (de *Narcissus*) ait fait son apparition au commencement du Quaternaire... L'évidence de la répartition géographique semble montrer que l'espèce ancestrale a fait son apparition au commencement du Quaternaire. »

Une différence de 30 à 40 millions d'années environ, entre l'âge de *Crepis* et celui de *Narcisse* n'aurait rien de grave si ces deux genres

n'occupaient pas une situation de grand poids dans la flore méditerranéenne. Qu'on le veuille ou non, l'âge de *Crepis* et de *Narcissus* pèse lourdement sur celui de l'ensemble de cette flore, et pose ainsi des problèmes fort délicats de chronologie absolue et comparée, de formation taxonomique et écologique, etc... On ne devra pas oublier non plus que le désaccord des principes ne peut être toléré : les différences d'âge affirmées par BABCOCK et FERNANDES, respectivement, s'opposent aux conlusions pourtant solidement motivées de WOLFE et BARGHOORN qui, ainsi que nous l'avons lu, ne doutent point que la modernisation des flores s'opère par niveaux homogènes et progressifs. Le désaccord entre BABCOCK et FERNANDES est donc loin d'être insignifiant à beaucoup trop de points de vue, et *Crepis* et *Narcissus* ne sont assurément pas encore, ainsi qu'on le dit « achevés », « casés », etc... [1].

L'âge est une question qui relève évidemment de la biogéographie, c'est-à-dire, de la science qui s'intéresse à l'évolution dans ses rapports avec le temps et l'espace. Quelle est donc la biogéographie, disons plutôt, la *méthode biogéographique*, sur laquelle BABCOCK et FERNANDES s'appuient? Comment dans le fait, ces auteurs envisagent-ils le développement de *Crepis* et de *Narcissus* à travers l'espace et dans le temps?

Rien de plus sûr que d'écouter ce que ces auteurs eux-mêmes nous en disent. Le voici :

1° BABCOCK **(5)** « *Crepis* originated in Central Asia (Altaïs Tianshan) early in the Tertiary period. Some, at least, of the most primitive species existed at low elevation, under mesophytic conditions. But migrations into higher altitudes, accompanied by speciation, must have occurred during the early development of the genus and before the extensive migrations took place to the northeast, southeast, northwest and southwest from Central Asia. »

2° FERNANDES **(21)** « Il est donc presque certain que le centre d'origine et de distribution du genre *Narcissus* L. ait été la région qui a été jadis constituée par une partie du Sud-Est de l'Espagne et la région correspondant à la partie la plus occidentale de la Méditerranée actuelle reliée au nord de l'Afrique. Nous devrons considérer très probable que l'espèce ancestrale ait fait son apparition au commencement du Quaternaire... Probablement au bord de son aire, l'espèce ancestrale aurait

1. On nous a dit, en effet, que la « panbiogéographie » n'est qu'une vue de l'esprit en raison du fait qu'elle ne serait pas du tout d'accord, pense-t-on, avec les données des travaux de cytogénétique les plus rigoureux. Ceux, qui nous l'ont dit, ont, naturellement, une idée de la cytogénétique et, surtout, de ce qui est rigoureux, que nous regrettons de ne pouvoir partager. Sauf au voisinage de la vitesse de la lumière, rien n'est rigoureux, au sens exact du terme, de ce que le bon sens refuserait de reconnaître comme tel. On peut voir sous le microscope des détails que l'œil nu ne distingue pas, mais on peut toujours raisonner sur ces détails tout aussi gauchement que si c'était l'œil nu qui les avait perçus. Ce dont les sciences biologiques ont besoin de se munir avant tout, ce n'est pas de microscopes qui soient toujours plus perfectionnés, etc. mais de quelques pages bien conçues sur l'art de penser juste. C'est un art qui fut jadis bien Français, et, qui devrait le redevenir.

engendré *N. rupicola* Duf... Les différences (entre cette espèce et l'espèce ancestrale) pourraient bien avoir été engendrées par mutation de quelques gènes et elles auraient rendu la nouvelle espèce mieux adaptée, par le fait que sa reproduction serait devenue plus assurée. De cette façon, *N. rupicola*... a élargi rapidement son aire vers le Nord et vers le Sud, de telle façon qu'au moment de l'ouverture du détroit de Gibraltar, il occupait déjà une aire qui lui a permis de persister dans les montagnes du Sud de l'Espagne et du Nord du Maroc, tandis que l'espèce primitive aurait été partiellement détruite. L'aire de *N. rupicola*... aurait ainsi été divisée en deux parties par l'ouverture du détroit de Gibraltar et chacune des deux aires va maintenant s'élargir. En Afrique, *N. rupicola* a avancé vers le Sud-Ouest jusqu'à gagner le Grand Atlas. Là, peut-être au bord de son aire de distribution, il a engendré, probablement par mutation de gènes, la var. *Marvieri* Jah. et Maire qui, à son tour, par mutation de gènes contrôlant la production de pigments jaunes de la fleur, a engendré *N. Watieri* Maire à fleur blanche... Après avoir traversé l'Estrémadure espagnole et l'Alemtejo, *N. rupicola* a engendré, sur le bord occidental de son aire, probablement aussi par mutation de gènes, le *N. calcicola* Mendonça qui a réussi à s'installer dans la Sierra d'Arrabida, au sud du Tage, et dans le massif de Mira d'Aire, au nord de ce fleuve. D'autre part, en descendant des montagnes de la région centrale du Portugal, *N. rupicola*... a engendré, probablement par mutation de gènes aussi, le *N. scaberulus* Henriq., qui s'est installé dans la région granitique d'Oliveira do Hospital et d'Oliveira do Conde... La forme ancestrale a engendré... une autre espèce, *N. juncifolius*... Par suite d'altérations géniques... l'espèce ancestrale aurait engendré une forme qui a donné naissance au *N. jonquilla* L., qui, au moment des effondrements de la Méditerranée occidentale, croissait déjà dans les montagnes de la côte de l'Espagne actuelle. Alors commencent ses migrations... »

La *méthode biogéographique* de Babcock et de Fernandes est exactement la même. L'un et l'autre définissent un *centre d'origine* de leur choix pour le genre, et en font découler des *émigrations* qui, à partir de ce *centre* atteignent les lieux où les différentes espèces de *Crepis* et de *Narcissus* vivent de nos jours. La *formation* de ces espèces serait donc le fait des *émigrations*, qui se sont déchargées d'elles par-ci, par-là au cours de leurs déplacements.

La chronologie de Fernandes est, en effet, déterminée par l'existence de « ponts » dont, dirait-on, les émigrations ont dû profiter presque obligatoirement. D'après cet auteur **(21)**, deux liaisons rattachaient l'Europe et le nord de l'Afrique au Pleistocène, dont l'une raccordait la Tunisie à l'Italie. Par conséquent étant donné que *N. serotinus* L., *N. Tazetta* L. et *N. elegans* Spach se trouvent en Sicile et dans le sud et l'ouest de l'Italie, il est évident que ces espèces ont dû gagner ces régions en peuplant cette dernière liaison. De cette façon, nous devrons *considérer très probable que l'espèce ancestrale ait fait son apparition au commencement du Quaternaire* » (souligné par Fernandes).

Babcock raisonne **(4)** d'une manière analogue. Pour lui, ce qui

de l'histoire de *Crepis* intéresse le botaniste, ne va pas plus loin que le Miocène ou la fin de l'Oligocène. Il fait remarquer que des sections de *Crepis* à espèces primitives, du moins à son avis, habitent aujourd'hui les plus hautes cimes des Alpes, qu'elles dûrent forcèment atteindre au Pliocène, soit avant l'âge glaciaire. Ses travaux et ceux de Stebbins, dit-il, ont prouvé que les ancêtres de certaines espèces américaines de *Crepis*, peut-être ces espèces elles-mêmes, émigrèrent de l'Asie en Amérique au Miocène par le « Pont de Behring ».

Fernandes et Babcock voient donc les choses de la même manière. Leur *méthode biogéographique* consiste à lâcher des émigrations d'espèces à partir d'un centre d'origine de genre, et à repérer le chemin de ces émigrations par des « ponts » (liaison entre la Tunisie et la Sicile, terres jadis émergées dans le détroit de Behring, etc.), ou un ensemble de circonstances (« Age Glaciaire », etc.), dont l'âge est censé être connu. C'est cet âge qui arrête la chronologie des émigrations, et détermine par contrecoup l'âge du genre à l'étude et de ses espèces.

Les inconvénients de cette méthode sont manifestes. Elle accorde par principe le droit absolu à tout auteur de dire ce qu'il veut d'après ce qu'il pourrait croire, ce qui rend impossible d'en discuter les conclusions à partir d'une base générale précise. Personne ne songera, évidemment, à écrire un traité complet de géologie pour démontrer que tel ou tel autre « pont » a été rompu maintes fois à des époques différentes, et que *Narcissus* ou *Crepis* eussent dû en faire usage plus tôt ou plus tard, que tel autre auteur ne le croit. *Ce qui est foncièrement illogique dans celle méthode est de subordonner la marche de l'évolution du monde des plantes dans l'espace et le temps à des considérations géologiques souvent illusoires*[1]. Ce n'est en effet qu'une opinion fort personnelle qui nous imposerait de croire que, p. e., *Crepis* a traversé le détroit de Behring au Miocène plutôt qu'à l'éocène ou à toute autre époque. Est-ce que l'analyse raisonnée des rapports constatés dans le temps et l'espace, entre les sections et les espèces connues de ce grand genre, n'apporterait elle-même rien qui pût faire de la lumière sur son histoire, sans avoir recours pour cela à tel « pont », à telle époque et en tel lieu?

La question de fond, que nous venons de soulever au sujet de la méthode qui étaye la phytogéographie des auteurs dont nous avons rapporté l'opinion, n'exclut nullement toute une série d'observations supplémentaires, dont voici quelques exemples : 1° Ces auteurs voient évidemment comme un sujet très particulier, une « spécialité » à part, la répartition de *Crépis* et de *Narcissus*, et ils ne se préoccupent pas en même temps de celle de leurs alliés. *Crepis*, par exemple, est proche parent de *Taraxacum*, *Sonchus*, *Lactuca*, *Launea*, etc., et on se deman-

1. On pourrait nous reprocher avec raison (**14**), d'avoir mis nous-même en cause des émigrations capables de créer des taxons tout au long de leur cours dans notre premier texte (Manual of Phytogeography, 1952). Nous ferons toutefois remarquer que nous n'avons pas construit ces émigrations d'après la paléogéographie de tel ou tel autre auteur, mais bien au contraire, nous les avons suivies et comparées objectivement comme telles.

dera, naturellement, si son origine, son âge, son développement, etc., ont, ou non, des rapports avec l'origine, l'âge, le développement, etc, de *Taraxacum*, *Sonchus*, *Lactuca*, *Launea*, etc. Si oui, ce qui est certain, *Crepis* ne devra pas être étudié à part de ses alliés pour ce qui serait commun à tous : l'origine et l'âge de chacun de ces groupes en particulier se rattachent aux mêmes causes pour tous à la fois. On niera donc par principe, qu'il existe une « phytogéographie » particulière à chacun de ces genres. *Ce qui existe, est une biogéographie commune à eux tous, qui n'a rien à faire avec les prétendues émigrations de l'un d'eux à travers un prétendu « pont de Behring », etc.* Rien n'est vrai des émigrations de *Crepis*, *Narcissus*, etc., qui ne soit vrai en même temps de toute l'évolution des Composées et des Amaryllidacées dans le temps et l'espace. Chaque groupe a ses exigences propres, mais nul groupe ne peut s'opposer à lui seul à la loi commune à tous. C'est donc cette loi qui régit leurs destinées, aucunement le « Pont de Behring », etc. Si le besoin s'en fait sentir, on viendra à ce « pont » à la fin, pas du tout au commencement de l'analyse visant à nous faire connaître la vraie histoire de *Crepis*, ou d'un genre quelconque de plantes ou d'animaux dans le temps et l'espace. C'est toute cette histoire qui nous en dira l'âge vrai. — 2° *Crepis* a d'importants endémiques sur des montagnes de l'Afrique (Oulougourou, Mt. Cameroun, Mt. Chirinda, Mt. Kénia, Mt. Kilimanjaro, Mt. Mérou, Mt. Rungwe, etc.) dont l'importance biogéographique est hors de discussion. Si jamais il était vrai, ainsi que Babcock le prétend, que pendant la dernière trentaine de millions d'années le monde des plantes (et celui des animaux par contrecoup), n'a fait qu'émigrer des montagnes de l'Asie Centrale à celles voisines du Lac Nyassa, de l'Himalaya aux Montagnes Rocheuses, etc. une question se poserait à laquelle Babcock n'a, semble-t-il, jamais réfléchi. Le nombre d'espèces des Angiospermes est évalué à environ 250 000, parmi lesquelles les *Crepis* comptent pour environ 200. C'est très peu pour l'arithmétique, mais beaucoup pour la biogéographie. Si les émigrations des *Crepis* en font un genre d'exception on voudrait savoir pourquoi. Si ces émigrations sont au contraire normales on se demandera, logiquement, ce qu'ont fait pendant la dernière trentaine de millions d'années les 249 800 espèces d'Angiospermes qui ne sont pas des *Crepis*. — 3° La plupart des sections de *Crepis* (environ deux douzaines) se rencontrent dans la région Méditerranéenne. Si cette « infiltration » est le fait de néoendémismes formés sur place à partir de la fin de l'Oligocène, que devra-t-on penser de l'histoire de genres tels que *Ruscus*, *Erica*, *Rhododendron*, *Arbutus*, *Cistus*, *Thymus*, etc.? Si, au contraire, cette « infiltration » revient à des « immigrations », comment l'expliquer à l'intérieur et à l'extérieur de la région Méditerranéenne? — 4° Les *Crepis* se répartissent en une trentaine de Sections dont une dizaine, pas davantage, se retrouvent dans la région des Mts Altaï et Tianshan, qui serait d'après Babcock, le « centre d'origine » du genre tout entier. La flore de la région Méditerranéenne en dénombre environ 25. L'Éthiopie n'en compte que 5 qui se répartissent à peu près de la façon suivante : *a*) En Éthiopie, et dans toute l'Afrique Tropicale; *b*) En

Éthiopie, Proche-Orient et Caucase, Russie Méridionale et Europe Centrale, Perse et Inde Occidentale; *c*) en Éthiopie, Arabie, Égypte, Cyrénaïque; *d*) En Éthiopie, Perse, au Maroc et dans la Péninsule Ibérique; *e*) En Éthiopie, Perse, Asie Centrale, Chine du Nord, dans les Balkans, en Algérie. Il est *évident* que des distributions de ce type ne justifient aucunement l'hypothèse **(14)** que l'Asie Centrale marque le berceau de *Crepis*, mais assignent à l'Éthiopie le rôle qui lui revient normalement dans la biogéographie scientifique **(12-13)** au double titre de : *i*) Centre de formation d'endémismes de type plus ou moins local; *j*) Trait-d'union entre la vie de l'Afrique et de l'Eurasie.

Ce serait une perte de temps que de continuer à poser ici toutes les questions auxquelles la « phytogéographie » de Babcock n'a assurément jamais pensé, et nous devons nous limiter.

Par exemple : un auteur Nord-Américain bien connu **(6)** a montré depuis assez longtemps que les « centres d'origine » de la phytogéographie courante correspondent à treize notions différentes, dont aucune n'est valable, à tel point que « (The) students of the field can only with difficulty distinguish fact from fiction » : La pensée de Babcock erre donc de l'hypothétique à l'arbitraire, que ce soit à propos des « centres d'origine » ou des « émigrations » qu'elle voudrait imposer. Vraies ou fausses que puissent être ses conclusions dans le cas particulier étudié, cette pensée ne s'appuie sur aucune *méthode*, et en raison de ce *vice fondamental* elle n'autorise aucune analyse sérieuse pas plus des faits qui pourraient lui être favorables que de ceux qui la contredisent.

L'origine de *Crepis* serait-elle à rechercher en Asie Centrale? Babcock en est certain, mais il suffira de faire appel à une notion de « centre » différente de la sienne, on peut choisir entre treize d'entre elles, comme nous le savons, pour le nier. Ce genre serait-il Oligocène/Miocène par son âge? Babcock le dit, mais ce qu'il dit ne nous tire aucunement d'embarras au sujet de l'âge de tout autre grand genre de la flore de la Méditerranée. En fait, les supputations de Babcock et de Fernandes, quoique basées sur la même méthode, sont tellement contradictoires entre elles, qu'il est impossible de savoir à quoi s'en tenir, d'après elles, au sujet de l'âge de la flore de la Méditerranée tout entière. Où en sommes-nous?

Manifestement peu satisfaisante, la « phytogéographie » de Babcock est toutefois la même que celle de Fernandes, qui est un botaniste de grand talent. Puisqu'il est impossible que Babcock et Fernandes l'aient inventée, au pied de la lettre, chacun à son propre compte, on se demandera, naturellement, de quel auteur ils la tiennent, et à quel courant de la pensée ils l'ont puisée. Cette question sort du domaine de la botanique en tant que science particulière, et rentre dans celui de l'histoire de la pensée scientifique en général. Elle est toutefois fort loin d'être académique ou oiseuse. Peu d'auteurs en ont aussi bien saisi la nature et la nécessité que Farrington **(18)**, dans les termes que voici : « History is the most fundamental science, for there is no human knowledge which cannot loose its scientific character when men forget the condi-

tions under which it originated, the questions which it answered, and the function it was created to serve. *A great part of the mysticism and superstition of educated men consists of knowledge which has broken loose from its historical moorings* » (souligné par nous).

La phytogéographie de Babcock et de Fernandes fut à un certain moment aussi la nôtre, et en 1952, lors de la mise sous presse de notre « Manual of Phytogeography » **(14)**, nous ne nous en étions pas encore délivré complètement. Préoccupé vivement à partir de 1953, de la question de son origine et de son histoire, nous avons longuement enquêté sur ce sujet. Aujourd'hui, nous sommes certain de savoir ce qu'il en est **(14)** : *La « phytogeography » de* Babcock, *etc., etc., n'est rien d'autre que la « Geographic Distribution »* de Charles Darwin, *dans « The Origin of Species »*, 1859. Pendant tout un grand siècle, de 1859 à 1964, on a tiré de cette doctrine une infinité de « phytogéographies » et de « zoogéographies » qui diffèrent par des détails, mais dont l'essentiel n'a jamais varié. L'essentiel, la « partie dure » de la « Geographic Distribution » et de tous ses dérivés revient à la notion de : *centre d'origine* + *émigration*. En un mot : l'espèce A dont le *centre d'origine* est localisé en B abandonne à un moment donné le lieu B pour atteindre les lieux C.D.E... par des *émigrations* destinées à continuer le processus théoriquement *ad infinitum*.

Nous dirons, en bref, que cette formule ne vaut qu'autant qu'on sait exactement ce qu'il faut entendre par centre *d'origine* et par *émigration* en *biogéographie scientifique*. En d'autres termes, c'est à la *biogéographie scientifique* qu'il appartient, au *premier chef*, de déterminer ce que sont les *centres d'origine* et les *émigrations*. En effet, ainsi que nous l'avons vu, toute « phytogéographie » (ou « zoogéographie ») qui fait appel à ces notions sans en avoir une *conception préalable exacte* n'est aucunement scientifique dans ses résultats.

Le fait est, et c'est Cain qui nous le dit fort à propos, qu'on ne s'est jamais sérieusement soucié de formuler un concept précis, par exemple, de *centre d'origine*. Pendant un grand siècle, tous les naturalistes en ont parlé d'après Darwin, mais, au lieu de se rallier à une seule notion valable de *centre d'origine*, ils ont abouti à en concevoir treize différentes dont aucune ne tient. Le cas est pire encore pour ce qui est de l'émigration. L'abus dans la manière de voir a amené des prises de position franchement incroyables. Nous n'en rapporterons ici qu'un seul exemple **(12)**, regrettant de ne pouvoir instruire et amuser à la fois nos lecteurs en en citant davantage. Acculés à l'*impossibilité* d'expliquer des « émigrations » qui sont très souvent **(12)** extraordinaires d'étendue et de complexité, les Grands Maîtres de la « Geographic Distribution » et de ses dérivés ont eu couramment recours dans ce cas particulier aux « solutions » que voici : 1° On ignore la question **(12)**, ou on en fait l'objet de considérations obscures et sans signification précise malgré l'emploi de beaucoup de mots **(12-13)**. — 2° On fait appel à des moyens de transport (ou de : distribution, etc.) qui sont mystérieux [1]. Mayr, par exemple

1. Ce raisonnement qui aboutit à « expliquer » l'inconnu par le mystérieux, remonte directement à « The Origin of species », chapitre xii, *Means of Dispersal*, dont voici

explique par des « faculties of dispersal » inconnues (**12**) comment un Gobe-mouche de Polynésie, qui est de son propre aveu, incapable de vol soutenu sur terre, a réussi à « coloniser » des îles lointaines grâce à des « émigrations » de 1 600 à 2 600 km du grand Océan. Mis en présence une fois de plus d'autres « colonisations » tout aussi « extraordinaires », ce même Maître en corollaires de la « Geographic Distribution » admet que, hélas cette fois, il n'en sait franchement rien. De pareils cas sont loin d'être rares (**13-14**).

Il est certain qu'une « phytogéographie » et une « zoogéographie » de cette sorte ne représentent dans la biologie de nos jours dirait FARRINGTON que « mysticism and superstition » qui ont perdu toute raison d'être. C'est de la survivance par tradition et autorité de thèses dont les défenseurs, pris au piège d'opinions qu'ils ont jadis soutenues avec plus de chaleur que de prudence, ne savent aujourd'hui comment sortir. Ils défendent à outrance une cause qui est à bout de souffle, et qui a été condamnée, à partir du jour où une nouvelle méthode a surgi, capable de fournir à la biologie le pouvoir d'analyse dont elle a si grand besoin pour comprendre les rapports entre le temps et l'espace dans l'évolution. Malheureusement, même mal en point, une doctrine telle que la « Geographic Distribution » a la vie dure. La pensée d'un naturaliste qui croit fermement qu'on peut rendre raison de l'inexpliqué par le mystérieux est peu accessible à l'appel du bon sens. Le convaincre est très difficile surtout si, pour ce faire, on doit imposer à son attention des faits et des idées dont il n'a pas l'habitude [2].

Ce qui est plus grave encore est que personne, sauf ceux dont les connaissances sur l'histoire de la pensée scientifique sont très étendues, ne voudra croire que ce que nous venons de souligner est possible dans la biologie de nos jours. Cependant il n'y a rien d'extraordinaire ou de

le texte-clé : de la plume de DARWIN « Whenever it is fully admitted, as it will some day be, that each species has proceeded from a single birthplace, and when in the course of time we know something definite about the means of distribution, we shall be enabled to speculate with security on the former extensions of land ». Comme *propagande* c'est fort adroit. En effet, DARWIN était un maître achevé de l'art de la faire.

2. L'incroyable cécité dont des esprits pourtant avertis font parfois preuve en face des idées qu'ils ne sont pas prêts à recevoir éclate, on ne peut plus clairement, dans l'attitude de TOURNEFORT au sujet de la sexualité des plantes. Jean LEROY, dans son beau travail sur l'histoire de la notion de sexe dans le monde des végétaux (**37**) nous dit que : « il faut se rendre à l'évidence : la constatation des faits, leur utilisation même sont une chose : leur signification en est une autre... La preuve en est donnée typiquement, à la fin du XVII[e] siècle, par TOURNEFORT. Le grand botaniste connaît parfaitement la structure des fleurs; il est avisé mieux que personne de l'existence de « sexes séparés », et de ce qu'a dit THÉOPHRASTE sur les palmiers mâle et femelle, et de ce qui se pratique en « Espagne Betique » et en Orient. Dans chaque cas, cependant, il trouve une hypothèse qui lui paraît mieux appropriée que la seule qui eût convenu, que la seule qui soit évidente. Les règles de sa méthode, qu'il érige à l'encontre de tout ce qui n'est pas le livre de nature, il « défaille » soudain quand il s'agit de les appliquer non plus à la forme, mais à la fonction. Que ce soit en 1637, en 1700, de nos jours, *Homunculus* ne change pas, et c'est là la raison pour laquelle l'histoire ne fait que se répéter dans les sciences comme partout ailleurs.

faux dans ce que nous affirmons. DESCARTES, par exemple, en était parfaitement au courant de son temps, lorsqu'il affirmait en 1637 *(Discours de la Méthode)* ce que voici : « Je m'assure que les plus passionnés de ceux qui suivent maintenant ARISTOTE se croiraient heureux s'ils avaient autant de connaissance de la nature qu'il en a eu, encore même que ce fût à condition qu'ils n'en auraient jamais davantage. Ils sont comme le lierre, qui ne tend point à monter plus haut que les arbres qui le soutiennent, et même souvent qui redescend après qu'il est parvenu jusqu'à leur faîte..... Leur façon de philosopher est fort commode pour ceux qui n'ont que des esprits fort médiocres; car l'obscurité des distinctions et des principes dont ils se servent est cause qu'ils peuvent parler de toutes choses comme s'ils les savaient, et soutenir tout ce qu'ils disent contre les plus subtils et les plus habiles, sans qu'on ait le moyen de les convaincre : en quoi ils me semblent pareils à un aveugle qui, pour se battre sans désavantage contre un qui voit, l'aurait fait venir dans le fond de quelque cave fort obscure; et je puis dire que ceux-ci ont intérêt que je m'abstienne de publier les principes de la philosophie dont je me sers; car, étant très simples et très évidents, comme ils le sont, je ferais quasi le même en les publiant que si j'ouvrais quelques fenêtres et faisais entrer du jour dans cette cave où ils sont descendus pour se battre ».

On nous dira qu'il est absurde d'invoquer DESCARTES en 1966 car les temps ont bien changé depuis. En effet, il est exact que nos lubies ne sont plus celles des Aristotéliciens, mais nous en avons d'autres qui ne valent guère mieux, comme par exemple, des « dispersal faculties » qui font les miracles dont MAYR nous a fourni un échantillon assez frappant. Il est à remarquer que cet auteur parle pour toute une école qui est aujourd'hui très vivace dans certaines contrées de l'Œcumène, et qui impose l'orthodoxie aux nouvelles générations. D'ailleurs, *Homunculus* est aujourd'hui ce qu'il a toujours été, et si on n'écrit plus comme le faisait DESCARTES, tout le monde n'est, même de nos temps, pas plus sot que ses contemporains. THOMPSON, W.R., Directeur du Commonwealth Institute of Biological Control, Ottawa (Canada) a choisi la préface d'une édition populaire de « The Origin of Species » de Charles DARWIN, pour émettre des jugements de ce genre : 1° « I admire, as all biologists must, the immense scientific labours of Charles DARWIN...., but I am not satisfied that DARWIN proved his point or that his influence in scientific and public thinking has been beneficial ». — 2° « The success of Darwinism was accompanied by a decline in scientific integrity ». — 3° « (The) general tendency to eliminate, by means of unverifiable speculations, the limits of the categories Nature presents to us, is the inheritance of biology from *The Origin of Species*. To establish the continuity required by theory, historical arguments are invoked, even though historical evidence is lacking. Thus are engendered those fragile towers of hypotheses based on hypotheses, where fact and fiction intermingle in an inextricable confusion ».

Si Thompson voit des tours d'hypothèses bâties sur des hypothèses, en lesquelles le vrai et le faux sont si bien mélangés que personne ne sait plus les reconnaître, et si Descartes envisage pour sa part des caves fort obscures où il faudrait qu'on descendît pour se battre au grand avantage de ceux qui voudraient être aveugles à perpétuité, il est certain que les tours de l'un valent les caves de l'autre. C'est le même désarroi qui frappe les deux, le désordre des idées poussé à un tel point que les règles du jugement sont faussées au sein d'une opinion asservie à une tradition, en 1637 ou aujourd'hui périmée, et que l'on voudrait cependant croire toujours bonne. Si des textes tels que ceux de Descartes et de W. R. Thompson sont rares, car il faut avoir du courage pour les signer, des opinions imprimées qui disent la même chose, mais qu'il faut comprendre à demi-mot, abondent dans la littérature scientifique courante lorsque, par exemple, Cain dans le texte que nous avons rapporté plus haut accuse la notion de « centre d'origine » d'avoir brouillé les idées à tel point que le vrai et le faux aujourd'hui se confondent, il cite de nombreux auteurs, mais ne dit rien de l'œuvre de Darwin qui est, cependant, la source première de ces égarements. C'est regrettable, mais, eût-il agi autrement, Cain se serait automatiquement mis hors la loi dans sa profession. Nul autre qu'Agnès Arber, la morphologiste anglaise bien connue, n'a dit plus en si peu de mots : « The facile Darwinian Way—so easy to understand, and therefore so fatally easy to accept ». Good, dont les travaux sur la géographie des plantes sont souvent cités, décèle **(27)** a « serious ... objective difficulty » d'ordre psychologique qui fait de toute discussion de l'évolution un sujet de foi plutôt que de science. Nous-même avons longuement hésité **(14)** avant de nous déclarer ouvertement contre les idées courantes, mais nous nous y sommes enfin résigné le jour où nous avons été certain qu'on ne pouvait faire autrement et qu'il fallait en payer le prix. *Tout sujet a sa logique, et connaître exactement la source des idées et de la propagande qui font le climat de la pensée qui nous entoure est la condition indispensable de toute acquisition de connaissance qui se veut à l'abri de l'opinion.* Cette condition est tout aussi vraie aujourd'hui qu'elle l'était en 1637, puisque notre temps n'est aucunement à l'abri des remous dont l'histoire de la pensée scientifique apporte d'innombrables preuves. *Nous sommes aujourd'hui « darwinistes » en biogéographie exactement de la même manière que nos pères furent « aristotéliciens » en physique et en astronomie avant* Copernic *et* Képler. Si les âges de grands genres de la flore méditerranéenne ne cadrent aucunement dans les supputations de Babcock et de Fernandes, la raison en est en tous points la même que celle qui interdisait aux devanciers de l'astronomie scientifique de faire la lumière sur les « aberrations » de l'orbite de Mars par la notion de « mouvement naturel ». L'idée fausse imposée à l'humanité pendant au moins quinze siècles par l'autorité de Platon et d'Aristote, que tout « mouvement parfait » ne peut être que circulaire, est en tous points la contrepartie de l'idée fausse imposée aux naturalistes par Darwin à partir de 1859, que toute « Biogéographie » débute par des « centres d'origine » des « émi-



Fig. 2. — A gauche : La distribution de *Narcissus rupicola* (triangles) comparée à celle de *N. juncifolius*. L'aire de ce dernier (noir, en ligne hachurée; une station douteuse est aux Baléares marquée par : ?; une deuxième station litigieuse en Corse n'est pas indiquée dans notre carte) est évidemment vicariante de celle de *N. rupicola*. La région **a** est] occupée par le *N. calcicola* (voir aussi fig. 4 B), qui vicarie à [son tour avec le *N. rupicola*. La région **b** correspond à *N. rupicola* var. *marvieri* et à *N. Watieri*. Ces trois taxens sont étroitement apparentés à *N. rupicola*. Se reporter aux Hépatiques, dont la distribution est donnée par la fig. 9, pour l'analyse des raisons de l'interruption de la distribution de ces Narcisses entre la Péninsule Ibérique et la Maroc. — A droite : La distribution de *N. jonquilla* (triangles); les distributions de *N. rupicola* et ses alliés (en tirets) et de *N. juncifolius* (en trait continu) sont rappelées pour comparaison.

grations » et des « moyens ». Il n'y a rien à faire aujourd'hui si ce n'est, avant tout et surtout, de se débarrasser absolument de fausses notions de ce genre. Les garder, ne serait-ce qu'en partie, amène à des compromis qui retardent le progrès de la connaissance[1].

Le bon sens n'était pas du côté de la « geographic Distribution » et de ses recettes; FERNANDES, qui a trouvé sur son chemin, comme nous jadis cette doctrine toute faite, s'en débarrasse par le bon sens dès qu'il en aperçoit l'insuffisance.

En effet, cet auteur tire d'une seule « espèce ancestrale », trois espèces

1. Puisque nous avons mis en parallèle la biogéographie et l'astronomie, en attribuant à DARWIN un rôle comparable à celui qui échut jadis à PTOLÉMÉE et à ses épigones, le rôle des Aristotéliciens qui firent la « science officielle » du Moyen-Age, nous rappelons aussi que des compromis qui ont retardé le progrès sont bien connus en astronomie, comme le système de Tycho BRAHÉ, et, hélas, aussi les « tourbillons » de DESCARTES. Des compromis du même genre sont courants, qu'on le sache ou non, dans la biogéographie de notre temps, de la part d'auteurs qui mélangent des « émigrations » de fantaisie avec de l'excellente classification, de la remarquable cytogénétique, etc., etc.

« modernes », soit, *Narcissus rupicola*, *N. juncifolius* et *N. jonquilla* qui appartiennent toutes les trois à la même Sect. *Jonquillae.* Ce faisant, Fernandes attribue la *formation* des espèces de cette Section — en tout cas, des trois dont nous avons cité le nom — à une seule « espèce ancestrale », aujourd'hui disparue, dont *N. rupicola*, *N. juncifolius* et *N. jonquilla* combinent les caractères de différentes manières. Si l'on établit une comparaison objective (Fig. 2) entre l'aire occupée actuellement par *N. rupicola* (et certaines formes qui lui sont voisines), et par *N. juncifolius* (nous reviendrons bientôt à *N. jonquilla*), on *voit* que ces Narcisses occupent des aires complémentaires (vicariantes). Quelle raison serait-ce qui en aurait « dirigé » les « émigrations »? le hasard? C'est peu vraisemblable, car, si tel était le cas, les aires de ces deux espèces seraient bien mélangées à l'heure qu'il est, comme conséquence du fait qu'elles l'auraient toujours été. En tout cas, la « *Geographic Distribution » n'a rien à nous dire sur la raison pour laquelle telle espèce « émigre » dans une direction, alors que telle autre espèce se dirige dans le sens opposé.* C'est un point d'importance à retenir.

L'origine de *N. jonquilla* est expliquée par Fernandes de la manière suivante **(21)** : « l'espèce ancestrale aurait engendré une forme qui a donné naissance au *N. jonquilla L.* qui, au moment des effondrements de la Méditerranée occidentale, croissait déjà dans les montagnes de la côte de l'Espagne actuelle. Alors commencent ses migrations... ».

On remarquera que, dans ce texte, Fernandes associe des faits géologiques à l'émigration, en subordonnant celle-ci à ceux-là. Les « effondrements » auxquels il fait allusion sont bien connus : c'est de la *Tyrrhénide* dont il est question.

La *Tyrrhénide*, ancienne terre en Méditerranée qui disparut comme telle vers la fin du Tertiaire, fut du moins tout au long de cette époque **(12-14-44)**, la cheville ouvrière d'une histoire géologique et biologique sans laquelle la biogéographie de la Méditerranée serait aujourd'hui tout autre qu'elle n'est. C'est à la *Tyrrhénide* que la Péninsule Italienne et le Cul-de-sac aboutissant au Détroit de Gibraltar (Arkell, Jurassic Geology of the World : 258. 1956) doivent leur géographie actuelle; de grandes parties de la Corse, de la Sardaigne, de la Sicile, de la Calabre, probablement Hyères et les Monts des Maures en sont des fragments.

Si donc, *N. jonquilla* est issu de l' « espèce ancestrale » de *Narcissus* par l'entremise d'une forme intermédiaire, et si elle était déjà sur les montagnes de la « côte Espagnole » au moment où la *Tyrrhénide* s'effondrait, il est certain que *Narcissus* a vu le jour bien avant le Quaternaire. L'habitat portugais de *N. jonquilla* **(21)** : « Au Portugal l'espèce ne croissant que dans les fissures des cailloux des lits et des rives des fleuves », suffirait à le prouver. Distribué surtout à l'ouest d'une ligne : Gibraltar-Andorre (Fig. 2), stationné aux Monts de Tolède, « traversant » la vallée du Guadalquivir, rattaché aux massifs de la Meseta Ibérique, et, en particulier, de la vallée du Douro, etc., ce Narcisse est assurément une vieille espèce; s'il occupe au Portugal des habitats caractéristiques **(14)**

des « espèces rares » et des rélictes, le fait n'a rien de surprenant. Si l'aire qu'il habite se superpose à celle de *N. calcicola* et de *N. juncifolius* (surtout à celle de la première de ces deux espèces), alors que les aires de *N. calcicola* et *N. juncifolius* sont nettement complémentaires, la raison pourrait en être — à un simple coup d'œil — que le *N. jonquilla* est une très ancienne rélicte. Nous reviendrons sur ce sujet.

Dans un autre de ses beaux travaux **(20)**, Fernandes remarque les analogies qui rapprochent deux autres Amaryllidacées, les genres *Lapiedra* et *Leucojum*, et finit par observer que ces deux groupes : « pourraient avoir été engendrés à partir d'un ancêtre commun ». Cette conclusion n'a rien de surprenant de la part d'un naturaliste sagace. Formulée en d'autre termes, c'est toujours la même idée qui transparaît dans l'opinion d'Aubréville **(3)**, que l'étude des aires ne peut être faite qu'en toute connaissances des affinités botanniques. Gaussen a sans doute exprimé d'une manière subtile et extrêmement simple à la fois une des plus grandes vérités de la biogéographie lorsqu'il nous a appris **(26)** que : « S'il n'y a pas de Sapin au Portugal, ce n'est pas du fait de l'homme, c'est parce que cet arbre n'y est jamais venu. Le milieu actuel n'est donc pas le seul obstacle à l'extension des aires ». C'est ce que nous avons maintes fois affirmé en disant que nul descendant ne se rencontre là ou l'ancêtre lui-même n'est jamais parvenu.

Les doctrines de Fernandes, Aubréville, Gaussen et de nous-même reviennent toutes, on le voit aisément, à un fonds commun de pensée, que voici : l'aire n'est pas le fait d'émigration au hasard de « moyens » quelconques. Bien au contraire : *l'aire est reliée à l'affinité, et elle s'arrête aux confins que l'ancêtre n'a lui-même pas dépassés.*

Ce fonds commun de pensée est beaucoup plus vieux que notre génération. Darwin y participait environ dès 1845, car, instruit par ses observations aux Galapagos, il connaissait l'existence d'aires complémentaires chez des groupes alliés **(14)**. Kleinschmidt s'en fit l'apôtre[1] en 1897, et aujourd'hui la *doctrine de rapports obligatoires entre aire et formation* d'unités systématiques est la clef de voûte de toute la classification zoologique.

L'importance de cette doctrine est capitale, et bien en saisir les ressorts est essentiel à tout naturaliste qui se veut instruit. Nous tâcherons donc d'en dégager ici même la partie fondamentale, quitte à continuer notre analyse avec Fernandes, et *Narcissus*, etc. dès que nous aurons vu clair dans la question.

Appuyons-nous sur une image fort simple. Prenons un miroir de table bien encadré, et frappons-le d'un coup sec. Le verre éclate et se

1. Kleinschmidt était un anti-darwiniste notoire. C'est encore un des *curiosa* de l'histoire des sciences que ce fut Kleinschmidt qui imposa à la zoologie la notion de « remplacement » par aires complémentaires (= vicarisme) alors que ce fut Darwin qui, dirait-on, fut le premier à la saisir. La pensée de Darwin est tellement embrouillée qu'on peut toujours en tirer tout ce qu'on veut. C'est, par excellence, la pensée qui convenait à un âge de confusion dans les idées et de paresse mentale généralisée.

lézarde de telle sorte qu'au lieu de contenir une seule glace, le cadre enserre désormais, disons, une demi-douzaine de morceaux.

On remarquera que : 1° Les morceaux ont été « engendrés » à partir d'un « ancêtre commun ». — 2° Chacun d'eux est complémentaire (vicariant) du restant. — 3° Les aires occupées par chaque morceau sont des parties de ce qui fut le miroir à l'origine. — 4° Le *processus de formation* des morceaux sera exactement le même, en principe, chaque fois qu'un miroir sera brisé d'un coup, mais jamais les pièces ne seront identiques pour des miroirs différents. — 5° Chaque morceau peut être brisé une seconde fois, et, théoriquement du moins, à l'infini. — 6° Nul morceau n' « émigre » pour atteindre la situation qui lui revient dans le cadre de ce qui fut un seul miroir. Chaque morceau *naît* sur place, et est *adapté* par ses contours au lieu qu'il occupe, et à l'ensemble des pièces ayant la même origine que lui.

Nous ferons remarquer, pour achever ainsi notre comparaison, qu'un miroir fraîchement brisé garde tous les détails du *processus de formation* dont il a été l'objet. Il en va autrement avec un miroir brisé depuis longtemps car, que ce soit pour une raison ou pour une autre, certains morceaux manqueront à l'ensemble, d'autres auront glissé vers des espaces déjà vides, etc...

Ce que l'exemple, un peu fruste, d'un miroir brisé vient de nous apprendre, est l'image claire, sinon de loin parfaite — la vie n'est jamais aussi « unie » qu'une glace à l'état neuf — du processus de *formation vicariante* responsable à la fois de la *translation* (émigration) et de la *formation* dans la nature, qu'il s'agisse de plantes ou d'animaux. Le miroir intact est la *forme ancestrale* qui, une fois brisée, donne origine à des *formes subordonnées* de sa parenté immédiate. Ces « morceaux » n'ont, naturellement, aucun besoin d' « émigrer » pour être à la fin là où ils sont. La *translation* qui les oppose par-ci, par-là dans le cadre de ce qui fut le miroir intact est le fait automatique de la *formation vicariante et locale* de chaque morceau au sein de l'aire ancestrale. Le *centre d'origine* des « morceaux » en *général* est la glace elle-même partout dans son cadre. Le centre d'origine de chaque « morceau » en *particulier* est le lieu de sa formation individuelle. La *formation* ne doit rien à l' « émigration » puisque — *nous y insistons car c'est là une notion fondamentale* — la forme subordonnée « naît » sur place, et est « adaptée » par *fait d'origine* au milieu qui lui correspond, et qui lui est imposé à la fois par l'ancêtre et tous les « morceaux » autres qui en sont dérivés.

L'analogie entre le miroir que nous avons invoqué et un groupe quelconque de classification est instructive, car il suffit de remplacer les mots : miroir et morceaux par les mots : genre et espèce, pour en venir au texte que voici : le *centre d'origine* des espèces issues de ce qui fut un ensemble de populations à l'état « générique » primitif est l'aire jadis occupée par ces populations. Le *centre d'origine* de chaque espèce est l'aire de sa formation en particulier.

La formation des espèces, en général et en particulier, n'exige aucunement une *émigration* active, puisque chaque espèce *naît sur place*,



Fig. 3. — La distribution de *Lapiedra* (**a**, en trait hachuré) et de *Leucojum*.

CARTE PRINCIPALE : La ligne **S** sépare les espèces de *Leucojum* à 14 chromosomes (à l'ouest et au sud de cette ligne) de celles à 16 et 18 (voir Carte A), et à 22 : 22 : (*Lapiedra*), *L. aestivum* et *L. vernum*). — A l'ouest et au sud de la ligne **S** (secteur « Atlantique » et Nord-Africain) : cercles = *L. autumnale typicum* (une station en Sicile); croix (Maroc) = *L. autumnale oporanthum*; carrés = *L. trichophyllum*; **t** (flèche) = *L. tingitanum* (Rif); **b** (en traits interrompus) = *L. autumnale pulchellum* (une station au nord du Détroit de Gibraltar). — A l'est et au nord de la ligne **S** : aires en pointillé = *L. aestivum* (l'aire de la var. *pulchellum* marquée par **c**; Baléares et Sardaigne Méridionale); aires au sablé = *L. vernum* (la var. *carpathicum* marquée par **d**; la var. *vagneri* marquée par **e**).

CARTE A: région (approximativement) en rectangle dans la carte principale) — **1** (18) = *L. hiemale* (18 chromosomes; Alpes Maritimes); **2** = *Leucojum roseum*; **3** (16) = *L. longifolium* (16 chromosomes; Corse Occidentale); **4** = *L. aestivum* var. *pulchellum* (voir Carte principale (**c** en pointillé); **5** = *L. aestivum* var. *typicum* (voir Carte principale).

et est « *adaptée* » *par le fait de son origine* au milieu qui lui correspond, et qui lui est laissé par le reste des espèces de son groupe à partir des populations ancestrales.

Naturellement, au fur et à mesure que le temps passera, des changements de géographie, de topographie, de climat, l'extinction, etc. provoqueront des changements dans ce qui fut jadis. Telle espèce gagnera du terrain chaque fois que ses *moyens de survivance* ordinaires trouveront des aires propices au delà de l'aire de *formation vicariante* de ses origines; telle autre en perdra, mais jamais des « moyens mystérieux » n'interviendront pour faire violence aux lois de la nature. Les *moyens d'émigration* sont exactement les mêmes que les *moyens de survivance* courante (dissémination par le vent, les animaux, etc.) agissant sur

un secteur plus étendu grâce à des altérations de géographie, topographie, climat, etc.

Revenons maintenant à l'idée de FERNANDES que : « les caractères caryologiques indiquent un rapport plus étroit entre *Lapiedra et Leucojum* qu'entre le premier et *Galanthus*. Les analogies les plus considérables sont avec les espèces de *Leucojum* à b = 7, particulièrement avec *L. autumnale* L. De cette façon, nous suggérons que *Lapiedra Martinezii* Lay. et *Leucojum autumnale* L. pourraient avoir été engendrés à partir d'un ancêtre commun. Les données concernant la répartition géographique ne s'opposent pas à cette conception ».

En sachant enfin quel est le *processus de formation* dans le temps, dans l'espace et par la forme qui est responsable de l'origine non seulement de *Lapiedra* (genre monotypique) et de *Leucojum autumnale*, mais, implicitement du moins, de toutes les espèces de *Leucojum*, rien n'empêche que nous analysions la répartition de ces deux genres [1], et ce que FERNANDES en dit, d'une manière tout à fait objective. Nous entendons comme *objective* une façon de procéder qui : 1° Ignore complètement toute théorie préconçue, que ce soit de DARWIN, SIMPSON, ENGLER, WULFF, etc. — 2° Fait état des faits de la distribution tels que la carte les rapporte et que la classification les veut. — 3° Jamais ne sacrifie le bon sens à la « mauvaise Science ».

La distribution de *Leucojum* (Fig. 3) nous est fournie par un texte de cytogénétique de DARLINGTON **(14)**, qui s'appuie sur une bibliographie soigneuse, et nous tenons celle de *Lapiedra Martinezii*, genre monotypique, de FERNANDES qui, ainsi que nous le savons (voir plus haut pour la caryologie de cette remarquable Amaryllidacée), s'en est occupé à tous les points de vue. Les données de distribution par DARLINGTON (et STERN), cité par lui, sont beaucoup plus sommaires que celles de FERNANDES, qui ne sont elles-mêmes point très détaillées. L'analyse que nous allons faire ici de la répartition de ces deux genres ne sera donc pas poussée jusqu'au point qu'il serait facile d'atteindre en disposant de précisions supplémentaires quant à l'écologie, l'habitat, etc. Ceux de nos lecteurs qui en auront le moyen pourront sans doute faire dans le détail mieux que nous ne le faisons ici. Il nous suffit de faire

1. Nous rappellerons que, pour nous, la *distribution (géographique)* n'est pas la même chose que la *répartition*. Très difficiles à séparer dans le langage courant, ces notions se distinguent cependant exactement si l'on remonte à leur raison d'être, ainsi qu'il suit : 1° La *distribution* est un *fait d'observation* dont les coordonnées essentielles sont : *a*) Un groupe de *classification (taxon)*; *b*) Une *localité*. Nous dirons donc que la distribution de, p.e., *Lapiedra Martinezii* revient à la formule que voici : Groupe de classification *(L. Martinezii)* + localité (Espagne du Sud-Est); voir Fig. 3). — 2° *La répartition*, pour nous du moins, est une notion éminemment dynamique. Elle se fonde sur une idée de *formation* (comment, p. e., *L. Martinezii* est devenu le genre et l'espèce que cette plante est), et de *translation* (quels sont les rapports dans l'espace entre les populations de *L. Martinezii* vivant près de Valence et p. e., dans la Serrania de Ronda, en d'autres termes : comment et pourquoi cette Amaryllidacée s'est « transférée » des alentours de Malaga à ceux de Valence. — 3° La *distribution* (taxon + localité) est donc bien différente de la *répartition* (formation + translation).

noter ici à nos lecteurs que les données de classification dont nous nous servirons sont de bonne source. Naturellement, en faisant état dans nos analyses de p. e. *L. autumnale* var. *pulchellum* d'après Darlington et Stern, nous ne nous portons aucunement garant que cette « variété » n'est pas une « sous-espèce », voire même, une bonne « espèce ». Quoi qu'il en soit, nos lecteurs se rendront aisément compte que des questions de ce genre ne sont aucunement de nature à changer sur le fond le raisonnement que nous allons faire, et pourront conclure d'eux-mêmes.

Darlington prétend que la distribution de *Leucojum* porte témoignage **(15)** de la : « Colonization of Europe after the ice ages by species of *Leucojum* with progressively increased basic (chromosome) numbers. » Cette vue **(13)** ne s'appuie sur rien d'autre que l'opinion de Darlington.

Pour nous, la carte de la distribution de *Leucojum* et de *Lapiedra* (voir Fig. 3) dit ceci : 1° Fernandes a sans doute raison en pensant que *Lapiedra* et *Leucojum (autumnale)* sont issus d'un ancêtre commun. Les données caryologiques qui le suggèrent sont confirmées par l'analyse (pan) biogéographique. Ces deux plantes vicarient fort clairement. — 2° Toutefois la vicariance en question n'est pas exactement le même que celle qui relie *Narcissus rupicola* à *N. juncifolius* (voir Fig. 2). *Narcissus rupicola* a sur la « Meseta » (c'est-à-dire, ce qu'on pourrait appeler le Haut plateau Ibérique au nord du Guadalquivir et à l'ouest de l'Èbre) le gros de ses stations (environ 16; il se trouve dans le voisinage de Grenade, en stituation « relictuelle »), et n'atteint la région en lisière de l'Atlantique que par quatre à cinq d'entre elles, dont plus de la moitié correspondent aussi à *N. calcicola*. Il en est autrement des *Leucojum:* ce genre évite la « Meseta », et se cantonne franchement sur sa lisière vers l'Atlantique. L'Espagne « Bétique » (soit, presque exactement la région occupée par *Lapiedra* vicarie donc de trois manières au moins avec le reste de la Péninsule, savoir : *a*) avec l'Espagne du Nord-Est (Fig. 2, *N. juncifolius*, p. p.); *b*) avec la Meseta Centrale et Septentrionale (Fig. 2, *N. rupicola*, et *N. jonquilla*); *c*) avec la lisière de la Meseta vers l'Atlantique (Fig. 2, *N. calcicola*, et Fig. 4). — 3° *Leucojum autumnale*, *L. trichophyllum* et *L. lingitanum* ont tous les trois 14 chromosomes à $b = 7$. Ces espèces vicarient et, en partie, alternent l'une avec l'autre au long de la côte Atlantique du Portugal et de l'Espagne. — 4° On remarquera que la région entre Coimbra et Sétubal (Serra de Arràbida) (Fig. 4 B) est loin de manquer d'importance biogéographique. En effet, c'est entre ces deux points que vicarient *L. autumnale*, *L. trichophyllum* et *L. trichophyllum* var. *grandiflorum* dont la distribution s'étale de la Corogne (Espagne du Nord-Ouest) au Maroc. Fort importante est aussi la région qui se trouve entre le voisinage de Malaga (Serrania de Ronda, etc.), le Rif et l'Atlas. C'est là que vicarient ou s'associent[1]

1. C'est bien ici un cas où nous regrettons de ne pas avoir des données écologiques précises. La vicariance peut être à la fois, ou séparement, taxonomique, écologique, climatique, géographique, etc., et, pour en juger exactement dans chaque cas particulier, des données sont indispensables que nous ne possédons aucunement au sujet

L. trichohyllum, *L. trichophyllum* var. *grandiflorum; L. autumnale; L. autumnale* var. *pulchellum*, *L. tingitanum*. La station de *L. autumnale*, qui existe en ce point, rattache des stations de l'espèce dispersées des environs de Sétubal à ceux de Casablanca [1], et à la Sicile Occidentale; cette station « contrôle », pourtant, la distribution de *Leucojum* sur des distances comprises entre 400 et environ 1 000 km à la ronde. — 5º *L. autumnale* typique a une distribution complètement interrompue entre la région de Malaga et la Sicile Occidentale, ce qui serait expliqué par la « Geographic Distribution » en recourant à la « dissémination au hasard » à des « moyens mystérieux »; en réalité, pour la biogéographie scientifique, la distribution en question n'est pas interrompue. C'est *L. autumnale* var. *pulchellum* qui « bouche le trou » entre l'Espagne méridionale et la Sicile tout au long de l'Atlas. En d'autres termes : un ancêtre commun à *L. autumnale*, *L. trichophyllum*, *L. tingitanum* et *Lapiedra Martinezzii* a donné entre la région de Malaga et de Bône, une variété *pulchellum* de *L. autumnale;* une espèce *tingitanum* dans le Rif; une espèce *trichophyllum* au Sud de Sétubal et au Maroc occidental; une var. *grandiflorum* dans la région de Coimbra et au Maroc; une variété *typicum* de *L. autumnale* au nord de Sétubal en Galice; aux environs de Malaga, au Maroc Occidental, enfin en Sicile Occidentale; un genre monotypique *Lapiedra Martinezii* sur le secteur entre le voisinage de Malaga (Serrania de Ronda) et Valence. *Toute cette formation est vicariante*, et genre *(Lapiedra)*, espèce (p. e. *L. tingitanum)*, variété (p.e., *L. autumnale* var. *pulchellum*) ne sont, pour rappeler la comparaison dont nous nous sommes servi plus haut, que les « morceaux » du « miroir » que fut un ancêtre à « possibilités génétiques » *Martinezii* + *autumnale* + *tingitanum* + *trichophyllum*. Les taxons « modernes » *ne sont donc que les dérivés résultant dans l'espace et dans le temps, par la forme, de différentes combinaisons et adaptations de caractères ancestraux*. La localisation de tel ou de tel autre taxon a été assurée parfois dans une aire réduite ou de type en général continu (p. e. *L. tingitanum*, *L. autumnale* var. *oporanthum*, *Lapiedra Martinezii*), d'autres fois par une série d'aires détachées ou, par-ci, par là, continues (p.e. *L. autumnale typicum*). — 6º Un cas de formation vicariante que nous avons appelé « wing dispersal » ou « sandwiching » dans nos travaux en langue Anglaise **(12-14)** est à signaler chez *L. autumnale*. Aux environs de Malaga se situe une station de *L. autumnale typicum* qui est nettement séparée des stations de la même variété (voir plus haut) qui existent au Maroc, au Portugal (environs de Lisbonne-Sétubal), enfin en Sicile Occidentale. On remarquera

de *Leucojum*. Il arrive fréquemment que d'excellents auteurs, qui sont cependant peu instruits de tout ce qui concerne la répartition, ne savent pas mettre en évidence dans leurs travaux, précisément, ce que le biogéographe averti voudrait savoir au premier chef. Le jour où l'usage de l'analyse (pan)biogéographique aura remplacé les *amoenitates academicae* de la « geographic Distribution » on pourra constater une amélioration très marquée dans la qualité de la pensée biologique en général.

1. La carte de Darlington (et de Stern) est fort rudimentaire. Les indications de localités que nous en tirons ne sont donc qu'approximatives.

que *L. autumnale* var. *pulchellum* est « pris » dans l'Atlas entre deux stations de *L. autumnale* var. *typicum* (Malaga, Sicile occidentale). Ces deux stations établissent donc par vicariance la même forme (*L. autumnale* var. *typicum*) aux « ailes » de la distribution d'une autre (*L. autumnale* var. *pulchellum*), ce qui constitue du « Wing dispersal » *(distribution d'aile)*.

Ainsi qu'on le voit, l'analyse (pan)biogéographique de la carte de distribution n'a absolument rien de commun avec les « méthodes » de la « Geographic Distribution » et de ses dérivés. *Cette analyse et ces « méthodes » sont deux mondes de la pensée complètement opposés : on ne peut les mélanger même pas les « émulsionner » pour longtemps. Ou l'un ou l'autre de ces mondes est faux. C'est à prendre ou à laisser.*

Naturellement, la carte de la distribution de *Leucojum*, toute sommaire qu'elle soit, est loin encore de nous avoir tout dit. Continuons : 7° On pourrait penser, *grosso modo*, que la distribution de *Leucojum* est de type « Européen » généralisé, puisqu'elle atteint l'Irlande, la Roumanie, la Crimée et le Caucase, l'Afrique du Nord et la Péninsule Ibérique. — 8° Cette impression est néanmoins loin d'être correcte. S'il est vrai que *L. vernum* est « européen », *L. aestivum* ne l'est toutefois qu'en partie. Cette espèce, en effet, est raccordée aux Baléares et à la Sardaigne par une var. *pulchellum* (ne pas confondre avec *L. autumnale* var. *pulchellum*). — 9° Par la Sardaigne et les Baléares, *L. aestivum* appartient au grand creuset de formation de *Leucojum Lapiedra* qui se trouve entre le Détroit de Gibraltar et la côte Toscane. C'est de ce creuset que sont sorties aussi les Nivéoles endémiques des Alpes Maritimes, et de la Corse/Sardaigne (*L. hiemale*, *L. roseum*, *L. longifolium*). — 10° Les indications de la biogéographie s'accordent parfaitement avec celles de la cytogénétique. C'est en effet dans le triangle : Malaga-Alpes-Maritimes-Sardaigne qu'on retrouve tous les types chromosomiques de *Leucojum* (14, 16, 18, 22 chromosomes). Ce triangle est un exemple classique de la distribution correspondant à la *Tyrrhénide*, et c'est donc à cette vieille terre que la cytogénétique et la biogéographie ramènent, toutes les deux avec la même force, l'origine de *Leucojum/Lapiedra*. — 11° Il est donc faux (voir note plus haut) que la panbiogéographie et la cytogénétique ne sont pas d'accord. Elles le sont parfaitement bien au contraire, naturellement, si la cytogénétique consent à se défaire des dogmes qui lui sont imposés par la « Geographic Distribution ». Si nous ne croyons aucunement aux « émigrations » et à la chronologie de certains auteurs, nous sommes en fin de compte tout à fait d'accord avec Fernandes pour ce qui est de l'essentiel des relations qu'il établit entre cytogénétique et classification par distribution (la classification purement formelle par unités systématiques est autre chose). — 12° A ceux qui voudraient nous assurer que la distribution de *Leucojum* est de type « méditerranéen » nous ferions remarquer qu'on ne peut, en tout cas, pas oublier que *L. aestivum*, et surtout, *L. vernum* sont « européens ». Mieux encore : la distribution de *Leucojum* s'arrête à l'est de la Sicile Occidentale, et au sud d'une ligne : Albanie-Crimée-Caucase Occidental.

On ne peut non plus estimer cette distribution comme particulière à la Méditerranée Occidentale, car elle atteint la Mer Noire. « Atlantique »; elle l'est si on ne considère que *L. autumnale*, *L. trichophyllum*, et *L. lingitanum* et si on « oublie » les stations de *L. autumnale* var. *pulchellum* en Afrique du Nord et de *L. autumnale* var. *typicum* en Sicile. Les adeptes de la « Geographic Distribution », ainsi que nous le savons, « oublient » volontiers les faits et les travaux qui les incommodent, mais cela ne peut convenir au biogéographe consciencieux. — 13° La Sicile, qui fait souvent partie de distributions communes à la Sardaigne, à la Corse à la Grèce, etc. **(13)** est directement rattachée, pour ce qui concerne *Leucojum*, à l'axe : Sicile-Algérie- « Domaine » de Gibraltar (Espagne Bétique, Rif, etc.). La Sicile joue donc dans la distribution des Nivéoles un rôle secondaire, et n'occupe aucunement la place qui revient à un véritable *centre de masse.* Autrement dit : les ancêtres de *Leucojum/Lapiedra* ne sont jamais « venus » en force en Sicile. Nous savons que si ces ancêtres n'y étaient jamais venus, aucune Nivéole n'existerait aujourd'hui en Sicile, comme aucune n'existe en Crète, à Chypre, etc. Si, au contraire des ancêtres y étaient venus en grand nombre, les Nivéoles seraient aussi abondantes aujourd'hui en Sicile qu'elles le sont en Afrique du Nord-Ouest, en Espagne et au Portugal occidentaux, et en Corse/Sardaigne/Alpes-Maritimes. Entre ces extrêmes d'absence et de présence en grande quantité se situe le cas d'ancêtres peu nombreux (ou de peu de possibilités génétiques) **(12)** = peu de descendants. On ne peut s'attendre à voir peu de descendants tirer origine d'une formation vicariante très active ce qui explique pourquoi et comment la Sicile marque l'arrêt des Nivéoles vers l'est. — 14° La distribution de *Leucojum* en pays Balkanique est fort intéressante. Elle ne dépasse pas au sud le « Sillon Transégéen » **(13),** et atteint le Caucase sur l'arc : Épire-Dobroudja-Crimée Méridionale-Caucase Occidental. Bloqué en Sicile vers l'est, et arrêté sur cet arc au sud, *Leucojum* ne peut donc pas se trouver en Méditerranée Orientale. Il atteint le nord de la Grèce, mais il ne « descend » pas plus bas. — 15° Le raccord entre la Bohème, l'Irlande, le Caucase et les Balkans dans la distribution de *Leucojum* est évidemment à rechercher dans le triangle : Corse/Sardaigne-Alpes-Maritimes [et Occidentales **(12 13)** – Alpes orientales (« Styrian center »). Disons donc que, si on trace une ligne entre Malaga et Vienne sur la carte géographique de nos jours, on figure ainsi le grand axe de la répartition et de la distribution de *Leucojum/Lapiedra* à partir des ancêtres jusqu'aux taxons « modernes ».

Ces quinze observations, que nous compléterons plus loin par d'autres, nous disent que *Leucojum*, *Lapiedra* et leur allié *Galanthus* **(20)** sont issus d'un groupe fort ancien (Galanthées, au sens phylogénétique) jadis établi en Europe et en Asie Occidentale. Les genres, les espèces et les variétés « modernes » des Galanthées (au sens taxonomique) en sont les dérivés par formation vicariante. Nettement établie par les aires des genres et des espèces, ainsi que nous l'avons constaté, cette formation se manifeste également par les grands *centres de masse*, que voici : 1° Secteur Atlantique du Portugal, de l'Espagne et du Maroc

avec une liaison à l'Afrique du Nord et à la Sicile *(L. autumnale, L. trichophyllum, L. tingitanum)*. — 2° Espagne Bétique (en général, au sud d'une ligne : Cadix-Valence) *(Lapiedra)*. — 3° Secteur Tyrrhénide (au sens propre du terme : Baléares, Sardaigne, Corse, Alpes-Maritimes) *(L. aestivum* var. *pulchellum, L. longifolium, L. roseum, L. hiemale)*. — 4° Nœud Styrien et ses liaisons dans les Alpes, les monts de Bohème, les Carpathes, les Balkans, la Crimée et le Caucase. Les stations en Allemagne, France en dehors du Midi, Angleterre, Irlande, font partie de ce « cycle » (*L. aestivum* et *L. vernum* et leurs variétés à l'exception de *L. aestivum* var. *pulchellum*).

Si l'on nous demandait maintenant quel est l'âge de *Leucojum* et de *Lapiedra* nous répondrions que : 1° Ces deux genres sont dérivés, comme nous l'avons déjà énoncé, d'ancêtres « Galanthoïdes » qui vivaient très certainement dans la région de la Méditerranée [1] » longtemps avant le commencement du Tertiaire. — 2° On pourrait concevoir l'origine de *Lapiedra Martinezii* de deux manières différentes, soit : *a*) Ce genre était représenté vers la fin du Crétacé par une forme ancestrale inféodée aux régions de l'Espagne Bétique (*grosso modo:* secteur Gibraltar/Valence) qui n'ont jamais été submergées. On l'eût probablement rencontré à cette époque au long des rivages d'une mer ancienne, en qualité de « calciphile ». Il a survécu à l'orogénèse Bétique — qui débuta vers l'Oligocène— dans des habitats qui conviennent aujourd'hui encore à une « calciphile » de vieille date; *b*) Ce même genre prit naissance de l'Oligocène au Pliocène à partir de populations à caractères mixtes, *Lapiedra/Leucojum*, qui se trouvèrent être « happées » par les soulèvements des Cordillères Bétiques, et qui, par différenciations successives, ont abouti à la formation de deux genres, dont un *(Lapiedra)* est toujours inféodé à ces cordillères.

Pour nous, c'est plutôt la première de ces alternatives qui semble la vraie. On remarquera une fois de plus (Fig. 3) que *Lapiedra* introduit un caryogramme à 22 chromosomes dans l'aire Ibérique à 14 chromo-

1. La biogéographie scientifique (= panbiogéographie) est à la fois extrêmement facile et extrêmement difficile à enseigner. Il s'agit de faire naître des idées d'elles-mêmes très simples et très logiques dans l'esprit de ceux qui en sont curieux, mais ces idées ne peuvent être créées que par le remplacement d'anciennes notions, souvent tenues pour sacrées et intangibles par des conceptions nouvelles. Ces conceptions exigent d'avoir de constants recours, p.e., à une « Méditerranée » qui, ainsi que nous venons de le voir, n'est pas la Méditerranée de nos cartes géographiques, mais un ensemble « Tyrrhénide » et « Téthysien » en continuel changement à travers les âges. En biogéographie, *Lapiedra Martinezii* n'est ni un genre ni une espèce au sens taxonomique du terme, mais un « morceau » vicariant d'anciens ancêtres en train de devenir un genre et une espèce sur l'Espagne « Bétique » du passé et du présent. Tout est à prendre dans un sens relatif à l'espace, au temps, et à la forme à la fois. « Émigration » dit à la fois mouvement et absence de mouvement, car rien, en fait, n' « émigre » lorsque la *formation* vicariante suit son cours; on trouve toujours des esprits subtils prêts à saisir des idées et les nuances des mots, mais *c'est surtout un changement de l'opinion courante* qui est à souhaiter. Ce changement se fera, à n'en pas douter, car la pensée panbiogéographique a un pouvoir et des moyens qui manquent complètement à celle de la « Geographic Distribution » et de ses dérivés.

somes, et que l'aire à 16, 18 et 22 chromosomes se rattache nettement à la *Tyrrhénide*. On discute toujours de la géologie historique de la Péninsule Ibérique, de la *Tyrrhénide*, etc., mais il nous paraît très probable que l'idée que la *Tyrrhénide* englobait la « vieille meseta ibérique » **(33)** et que le « vieux massif tyrrhénien » dura du Lias (Jurassique Inférieur) au Pliocène, est celle qui s'accorde le mieux avec les apports de la biogéographie scientifique. Nous croyons donc que le « vieux massif tyrrhénien » reçut les premières « pré-angiospermes/angiospermes » ni plus tôt, ni plus tard que Madagascar **(14)**, ou les terres qui existèrent dans le Pacifique Centro-Occidental **(12)**, soit, au Jurassique. Naturellement, à cette époque, ni *Narcissus*, ni *Lapiedra*, ni *Leucojum* n'existaient en *fait*. Ils existaient cependant par les *tendances* de l'évolution qui appartenaient déjà à d'anciennes formes « amaryllidoïdes ». En effet, si ces tendances n'avaient pas existé, ni *Narcissus*, ni *Lapiedra*, ni *Leucojum* ne seraient aujourd'hui ce qu'ils sont. Cela ne vaudrait pas la peine de commencer à discuter dans l'espoir de prouver le contraire. *C'est bien la tendance qui produit en fin de compte le fait.*

Le peu de chose, que nous venons de dire sur l'origine et l'âge de *Lapiedra* et de *Leucojum*, ne représente pas hélas, l'analyse que nous voudrions en faire, mais cette esquisse servira toujours à donner à nos lecteurs une notion de base de la biogéographie scientifique, de sa méthode et de ses possibilités. En raison des limites qui nous sont imposées pour cet article, nous allons terminer ce que nous venons de dire de *Lapiedra* et *Leucojum* par quelques considérations d'ordre général que voici :

1° La phytogéographie et la zoogéographie inspirées par la « Geographic Distribution » imaginent volontiers des plantes et des animaux qui montent à l'assaut des montagnes, etc... C'est précisément le contraire qui est vrai, car ce sont les montagnes qui, dans la plupart des cas du moins ont « surgi sous les racines et les pattes de la Vie ». Il suffira pour s'en convaincre de comparer une table de données paléontologiques à une table de données géologiques. Si, par exemple, les Mésanges étaient déjà des Mésanges à la fin de l'Éocène, les Mésanges sont assurément plus vieilles que les Alpes, les Himalayas, les Andes de nos jours. Naturellement, là où ces chaînes élèvent aujourd'hui leurs cimes à la suite d'orogénies surtout tertiaires, des mers ont pu exister au Crétacé, mais l'émersion a produit d'abord des terres basses qui ont emprunté leurs formes vivantes aux terres voisines. Si la géographie de cette époque ne connaissait, par exemple, ni Alpes, ni Pyrénées, ni les Cordillères Bétiques, etc. de nos cartes, elle pouvait toujours compter, là ou non loin, sur ce qui appartient normalement à la géographie de n'importe quel âge, c'est-à-dire sur des plaines, des côtes, des montagnes, etc. Nous en conclurons (ce qui n'est aucunement difficile) que les ancêtres des animaux et des plantes de l'Europe d'aujourd'hui ont fait leurs débuts sur la géographie du Crétacé, en s'adaptant par la suite à celle du Tertiaire, à ses Alpes, Pyrénées, Cordillères Bétiques, etc. Cette

adaptation a exigé autant de la néo-formation que de la simple survivance, ce dont la répartition de nos jours, analysée comme il convient, fait foi sans difficulté. Que *Narcissus* et *Leucojum* n'aient pas été loin, et que des Mésanges aient gazouillé à l'époque où les Alpes, les Pyrénées, etc. commencèrent à se soulever au-dessus du niveau de simples collines, est un fait qui n'admet aucune discussion. Le nier équivaut à affirmer qu'on le veuille ou non, que des plantes et ces oiseaux furent créés *ex nihilo* à l'Éocène.

2° En supposant qu'une chaîne de montagnes surgisse, les changements de climat, topographie, géographie, etc., qui en résultent : *a*) détruiront la végétation de climax incapable de faire face à de nouvelles conditions; *b*) évoqueront chez la végétation qui serait toujours plastique les adaptations et les changements nécessaires. Ces altérations se feront en fonction de ce que ces plantes étaient avant que le changement ne se fasse, on ne tirera pas un pommier d'un chêne en « adaptant » ce pommier à un régime plus sec, plus humide, etc. [1].

3° En modifiant le paysage, et en offrant de nouvelles conditions d'habitat, etc... la chaîne en surrection attirera des « immigrations » dans un sens prédestiné, défera, et refera des associations, etc. Elle influencera de même les régions basses autour d'elle, ainsi que le firent les Andes quand, en gagnant de la hauteur, elles empêchèrent les vents venant du Pacifique d'arroser ce qui est aujourd'hui les *pampas* de l'Argentine. Ces changements détruiront certaines formes de vie et en favoriseront certaines autres, qui envahiront les régions ouvertes à leur progrès dans l'espace (émigration) au sens vrai du terme.

4° La formation nouvelle se fera d'une manière essentiellement « vicariante » au sein de populations ancestrales disloquées par les changements survenus dans la géographie et la topographie locale.

5° On aura très grand soin de remarquer que *rien n'émigrera qui ne soit déjà formé*. Les mauvaises herbes les plus mobiles **(14)** se rapportent-elles aussi à des centres de *formation vicariante* là où elles prirent naissance en leur temps et lieu. La mauvaise herbe, qui aura gagné beaucoup de terrain pendant une *phase de mobilisme*, reviendra à la *formation vicariante* de « néoendémismes » renouvelés, dès que les circonstances lui imposeront une *phase d'immobilisme*. S'il est vrai que la *phase de mobilisme* favorise ainsi, par *émigration*, l'acquisition d'une aire plus étendue, l'*exploitation de cette aire au sens évolutif est toujours liée à une phase d'immobilisme et de formation vicariante*. Une plante qui émigre activement donne des mutations occasionnelles, mais ne bénéficie pas des conditions voulues, notamment de l'isolement, pour produire de la néofor-

1. C'est absolument élémentaire, mais le « darwinisme » a si bien brouillé les idées que les ennemis jurés de l'orthogénèse ne s'en rendent aucunement compte **(14)**.

mation locale [1]. *C'est donc bien la formation vicariante qui est le processus principal de toute évolution dans le temps et l'espace par la forme. Ce n'est qu'en recourant à elle, par principe et à partir des aires qui existent aujourd'hui, que l'analyse biogéographique est scientifiquement possible.*

6° Il peut arriver que des montagnes [2] aient « happé » au moment de leur surrection des groupes déjà anciens, et de souches diverses. Emportés en hauteur, déchiquetés et refaits par de continuels avatars d'isolement renouvelé et interrompu, soumis à la pression d'ambiances différentes, etc., ces groupes finissent par donner d'incroyables « mélanges de classification » qui défient les concepts de la taxonomie et de la systématique de convention. On se souviendra d'*Erica* au Cap **(14)**, des Géospizinés aux Galapagos **(12)**. Pour ce qui est des insectes, JEANNEL a signalé le fait **(33)** que peut-être 200 « espèces » ou « sous-espèces » de Coléoptères affines de *Trechus* existent dans la zone supérieure du Mont Elgon en Afrique Orientale. Il écrivait : « Cette population de *Trechus* de l'Elgon, avec ses innombrables formes étroitement localisées et différemment évoluées, est l'effet de la pulvérisation d'un très petit nombre de lignées principales. Elle fournit un magnifique exemple de variation à outrance, d'affolement de lignées sous l'influence d'un isolement insulaire. On pense à la variabilité extrême des *Trechus* de l'île de Ténériffe, ou encore à celle des Achatinelles dans l'archipel des Hawaï. C'est fort exact, mais on pensera aussi aux innombrables endives, laitues, salades, etc., de nos jardins potagers. A Hawaï, à Ténériffe, au Mont Elgon, etc., la nature a agi exactement comme l'homme le fait lorsqu'il est en quête de nouveautés horticoles et potagères. Elle a aiguillonné à outrance les « possibilités génétiques » **(12)** de tel ou tel autre animal ou de telle ou telle plante par de continuels changements d'ambiance, des hybridations, de l'isolement interrompu et rétabli, etc., en faisant ainsi remonter à la surface les assises héréditaires du groupe, et en sortant de ses profondeurs des « mutations » qui, dans le courant d'un processus normal de formation vicariante par isolement, ne se manifesteraient probablement pas. Naturellement, l'instrument dont la nature s'est servi pour parvenir à ce but est *l'histoire géologique* et ses contrecoups. *La terre et la vie évoluent ensemble, et c'est surtout l'histoire géologique qui détermine, au sein de l'aire occupée par des populations ancestrales, les centres de néoformation à qui est en fin de compte due la formation vicariante.* Nous sommes ici évidemment fort loin des « centres

1. Ainsi qu'on le sait, les plantes aquatiques, les herbes de rivage, etc., occupent souvent des aires d'énorme étendue sans donner lieu à de la formation locale. C'est bien leur habitat qui est, dans ce cas, en condition perpétuelle de *mobilisme*. Il suffira pour s'en convaincre d'étudier l'âge de la formation des réseaux fluviaux de notre géographie. Il est curieux de constater que, par exemple, les grands endémistes des poissons de rivière se trouvent beaucoup plus souvent dans le cours inférieur et moyen d'un fleuve que vers ses sources.

2. Les îles sont normalement des montagnes presque complètement submergées. Il n'est en rien étonnant que leur biogéographie **(12)** soit essentiellement de type « orophile ».

d'origine » académiques et des « émigrations » par « moyens » plus ou moins « mystérieux » dont font état la « Geographic Distribution » et ses dérivés. *L'incompatibilité manifeste entre une doctrine qui pose à la base de ses conceptions le « centre d'origine », l' « émigration », le « moyen plus ou moins mystérieux »; et une foule de notions souvent très curieuses; et la panbiogéographie, pour qui la formation vicariante est la clef de voûte de l'analyse objective des aires et de la répartition en général, est tellement flagrante que nul besoin n'est de la commenter au-delà ce qu'on vient de lire.*

7° On aura bien soin de remarquer que rien de la panbiogéographie ne s'oppose en quoi que ce soit à l'évolutionnisme, la géologie, la paléontologie, l'écologie, la cytogénétique, la classification, la morphologie, etc. *Bien au contraire, toutes ces sciences sont appelées à profiter largement des moyens d'analyse mis à leur service par une conception enfin utile des rapports du temps, de l'espace et de la forme.* Ce que la panbiogéographie exige n'est, évidemment, que l'abjuration des doctrines de la « Geographic Distribution » et de ses dérivés. A ce point de vue, aucun compromis n'est à souhaiter. C'est nous qui avons tort, ou ce sont Darwin et autres. *C'est à nos lecteurs d'y penser, et à l'avenir d'en décider.*

A suivre.

NOTES SUR LES GRAMINÉES DE MADAGASCAR, III[1]

par J. Bosser
Directeur de recherche à l'ORSTOM

A. UN GENRE NOUVEAU DE GRAMINÉE

CAMUSIELLA[2] J. Bosser gen. nov.

Affinis *Cymbosetariae* Schweick. et *Setariae* P. Beauv. A *Setaria* differt racemis unilateralibus, spiculis lateralibus compressis, floris inferioris lemma dorso complanato, incrassato, sive papyraceo laevi, sive crustaceo transverse corrugato, marginibus alatis membranaceis, laxe florem inferiorem amplectente. A *Cymbosetaria* differt spicularum forma, flore superiore dorso non carinato, lemma arte paleam amplectente, simul ac floris inferioris lemmatis signis.

Spiculae similes, abaxiales, ovatae, lateraliter leviter compressae, cum latere inspectae oblique ovatae, subapiculatae, supra pedicellum articulatae, fasciculatae vel nonnunquam solitariae; in racemis spiciformibus biseriatis seriebus unilateralibus dispositae. Anthoecia bina. Inferum masculinum vel sterile; superum ☿; glumae membranaceae; inferior late ovata, obtusa, tertiam vel dimidiam partem spiculae aequans, 3 nervia; superior late ovata vel rotundata, 5-nervia, dimidiam partem spiculae aequans vel superans. Anthoecium inferum spiculam aequans; lemma spiculae aequilongum, oblongum, valde concavum, 5 nervium, dorso complanatum, incrassatum, induratum, papyraceum laeveque vel crustaceum, transverse corrugatum, marginibus membranaceis alatis; palea hyalina, binervia, bicarinata, lemma aequans vel multo brevior; stamina 3 vel nulla, antherae lineares. Anthoecium superum inferum aequans, lateribus compressis, cum latere inspectum oblique ovatum; lemma subcymbiforme, apice apiculatum, tenuiter crustaceum, 5-nerve, laeve vel transverse rugosum; palea lemma aequans, elliptica, valde concava, bicarinata, dorso plana, crustacea, tenuiter granulata, marginibus membranacea. Lodiculae 2, minutae, glabrae; stamina 3; styli distincti terminales. Caryopsis?

Gramina annua, laminae lineares planae, pseudopetiolatae; panicula

1. Note I parue dans Mém. I.S.M. **10**, 2, 1961.
Note II parue dans Adansonia **5**, 3, 1965.
2. Ce genre est dédié à M[lle] A. Camus, dont les travaux ont contribué de façon très importante à la connaissance des Graminées de Madagascar.

laxa composita; spiculae setae unicae vel setarum plurium scaberrulorum gracilium vulgo quam illae longiorum in axilla insertae.

Genre endémique de Madagascar comprenant deux espèces. Espèce type : *Camusiella Valkeana* (Schum.) J. Bosser.

1. **Camusiella Vatkeana** (Schum.) J. Bosser, comb. nov.
— *Setaria Valkeana* Schum., Abh. Naturh. Ver. Brem. **9** : 402 (1887).

La diagnose de Schumann ne mentionne pas le fait que la feuille peut être pseudopétiolée. Il est vrai que sur certains échantillons quelques feuilles seulement peuvent présenter ce caractère, les autres ayant un limbe sessile. Cependant sur le n° 2927 Hildebrandt cité par Schumann, que nous avons pu examiner, ce pseudopétiole est très net.

Madagascar N-O : Soalala, Nosy Be, Diego-Suarez, Ambato-Boeni, Bassin de la Bemarivo.

var. **meridionalis** J. Bosser, nov. var.

A typo differt lemma inferiore simul ac glumellis floris superioris manifeste transverse rugosis.

Madagascar S-O : Type H. Humbert 29 643, Forêt du Zombitsy (Sakaraha).

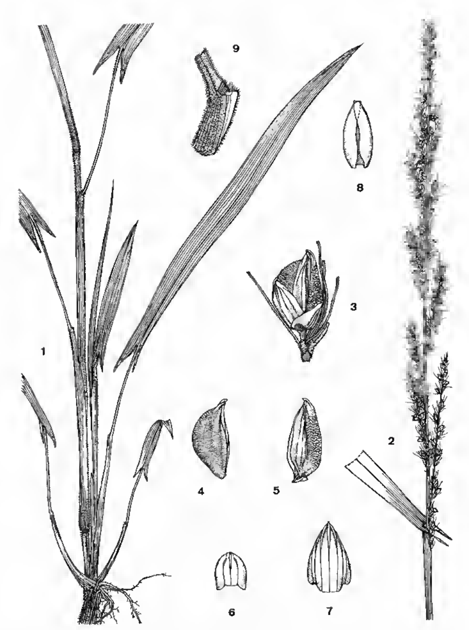
La variété est confinée au S.-O. de Madagascar : Isalo, Sakaraha, Betioky, Bas Mangoky, Befandriana du Sud. Elle ne dépasse pas le Mangoky vers le Nord. Alors que l'espèce n'a jusqu'à présent été récoltée que dans le N.-O., ne dépassant pas Soalala vers le Sud. Les deux aires sont donc nettement distinctes. Chez l'espèce, la lemma inférieure et les glumelles de la fleur supérieure sont lisses ou alors imperceptiblement ondulées transversalement alors que chez la variété, cette même lemma et ces mêmes glumelles sont toujours très fortement ondulées transversalement. Comme c'est le seul caractère qui distingue les échantillons des deux populations, nous n'avons pas pensé pouvoir en faire plus qu'une variété. En outre la zone de l'ouest malgache entre Soalala et le Mangoky est, du point de vue agrostologique, peu connue, et il serait intéressant d'observer si les deux aires viennent en contact ou si elles sont réellement séparées.

Subvar. **violaceus** J. Bosser, subvar. nov.

Varietatis typicae differt habitu robustiore, inflorescentiae ramis multo-longioribus, setis involucri spicularum paucioribus brevioribus.

Madagascar : Tanandava, Bas Mangoky, type : Viennot-Bourgin et Bosser 16 084. Lisière de la forêt semi-décidue sur alluvions.

La taille de la plante, la longueur de la panicule et la longueur des ramifications de la panicule sont assez variables dans la population



Pl. 1. — *Camusiella fiherenensis* J. Bosser : **1**, Port; **2**, Inflorescence; **3**, Epillet, vue latérale; **4**, Fleur supérieure, vue latérale; **5**, Lemma de la fleur inférieure, vue latérale; **6**, Glume inférieure; **7**, Glume supérieure; **8**, Palea de la fleur inférieure; **9**, Ligule.

Nord du *Camusiella Vatkeana.* Dans le Sud, par contre, une discontinuité semble exister. Presque tous les échantillons ont une panicule interrompue et étroite, pouvant atteindre 30 cm de long, à ramifications courtes et denses, ayant au maximum 5 cm de long pour celles de la base, soies entourant les épillets les dépassant nettement et donnant un aspect hirsute à la panicule. Mais des échantillons venant du Mangoky présentent un port nettement différent. La plante est plus robuste, avec une panicule un peu plus longue, mais surtout à ramifications beaucoup plus longues (jusqu'à 12 cm), plus grêles, interrompues et à soies moins nombreuses, pour la plupart à peine plus longues que l'épillet. Le dessous des feuilles, le rachis, les épillets sont abondamment teintés de violacé.

Étant donné l'aspect très différent que lui confèrent ces caractères, nous pensons pouvoir distinguer cette plante en tant que sous-variété.

2. **Camusiella fiherenensis** J. Bosser, nov. sp. (Pl. 1).

Annua, culmi erecti, graciles, 30-75 cm alti, fasciculati, 3-4 nodi, laxe foliosi, nodis pilosis. Foliorum vaginae laxae, striatae, dense pilosae; ligulae membranaceae, 0,3-0,5 mm longae, truncatae, superne ciliatae; laminae planae, lineares, usque ad 15 cm × 2 cm, apicem versus attenuatae, acutae, a basi sagittatae; superiores 1-2 sessiles, ceterae pseudopetiolatae, glabrae vel sparsim pubescentes, ad margines scaberulae; pseudopetioli usque ad 7 cm longi, lineares, striati, canaliculati, laxe pilosi. Inflorescentia paniculata, erecta, angusta, laxa, usque ad 35 cm longa, rachis communis acute angulatus, scabridus; racemi spiciformes, unilaterales, inferiores usque ad 6 cm longi, superiores gradatim breviores; pedicelli brevissimi 1-1,5 mm longi, scabridi, basi seta subtili scabriuscula 4-6 mm ornati. Spiculae ovatae, lateraliter compressae, 2,5-3 mm longae, glabrae, apice subapiculatae; glumae membranaceae, inequales, basi auriculatae; inferior late ovata, obtusa, circiter tertiam partem spiculae aequans, 3 vel 5-nervis; superior dimidiam partem anthoecii superi aequans vel superans, late ovata, obtusa, valde concava, 7-nervis. Anthoecium inferum ♂ vel sterile, spiculam aequans, lemma dorso crustaceum, transverse rugosum; margines late alatae, membranaceae, florem superum amplectentes; 5-7 nervum, apice paulo compressum, callosum; palea hyalina apice truncata, bicarinata subalata. Anthoecium superum ☿, lemma subcymbiforme, crustaceum, transverse rugulosum, apice compressum, subrostratum, palea lemmati aequilonga, dorso plana, 2-nervis, bicarinata, granulata vel delicate transverse rugosa. Stamina 3, antherae lineares 1,5 mm longae; lodiculae 2, minutae, glabrae; ovarium glabrum, styli distincti, terminales. Caryopsis?

Madagascar S.O. : Sous-bois de la forêt semi-décidue sur calcaire, falaises du Fiherenana, 30-35 km de Tuléar.

Type : J. Bosser 14 030, in Herb. P.

Cette espèce est voisine du *Camusiella Vatkeana.* Elle s'en distingue par un port plus grêle, une inflorescence moins robuste, moins hirsute,

à soies plus courtes et beaucoup moins nombreuses; les épillets un peu plus petits, plus nettement comprimés latéralement, et surtout les feuilles à base sagittée, caractère qui fait toujours défaut chez le *C. Valkeana* où les limbes foliaires sont toujours plus ou moins arrondis ou en coin à la base. Les chaumes sont pubescents surtout sous les nœuds, et atteignent 2-3 mm de diamètre. En règle générale, la pubescence est réfléchie, ce qui est surtout net aux nœuds et sur les pseudopétioles. La longueur des pseudopétioles est très variable, elle dépend de la position de la feuille et aussi de la vigueur de la plante. L'inflorescence est peu exerte et est sous-tendue par une feuille à base sagittée non pétiolée. Les racèmes sont irrégulièrement distants, ceux de la base pouvant être distants de 4 cm. Ils sont solitaires, parfois par deux vers le sommet de l'axe. Les épillets sont groupés en racémules secondaires de 3 à 8 à la base des racèmes, certains sont avortés et réduits, chaque épillet est sous-tendu par une seule soie scabérule. Les glumes sont larges, auriculées à la base; pour la glume supérieure la nervure médiane est un peu épaissie, calleuse et comprimée au sommet. La fleur inférieure est vide ou ♂ avec un ovaire avorté à style non développé.

B. SUR DEUX *BRACHIARIA* NOUVEAUX

Brachiaria pseudodichotoma J. Bosser, nov. sp.

Annua; culmi longe decumbentes, multiramosi, e nodis radicantes, usque ad 20 cm longi, apice adscendentes. Laminae foliorum patulae, lanceolatae vel lineari-lanceolatae, basi rotundatae, 8-12 mm longae, 2,5-3,5 mm latae, apice acutae vel subobtusae, scaberulae; vaginae striatae; ligulae ad lineam pilorum redactae. Panicula folia summa haud vel vix excedentes, circiter 1,5 cm longa. Racemi 1-2, 1-1,5 cm longi, erecti, unilaterales, rachis 1 mm lata, triquetra. Spiculae, lanceolatae, acutae, 2,5 mm longae, glabrae. Gluma inferior late ovata, obtusa, tertiam partem spiculae aequans, 2-3 nervis; superior spiculam aequans, 5-nervis. Anthoecium inferum ad lemma glumae superiori persimile redactum. Anthoecium superum ⚥, ellipticum, obtusum, 1,8-2 mm longum, lemma et palea tenuiter crustacea, transverse rugosa. Antherae 0,7-0,8 mm longae.

Madagascar S.-O. : Anavoha, secteur de Fotadrevo poste d'Ejeda coll. Dauban sans n°, in Herb. P.

Cette petite espèce se rencontre sporadiquement dans les fourrés xérophiles du Sud, au bord des routes et éventuellement dans les cultures. Ramifications régulières des stolons ayant un aspect pseudodichotomique. Stolons atteignant 0,7-0,8 mm de diamètre, glabres ou un peu pubescents au-dessus des nœuds, canaliculés. Chaumes florifères dressés atteignant 8 cm de haut, mais souvent plus courts, innovations intravaginales, à feuilles distiques; entre-nœuds s'allongeant progressivement et devenant beaucoup plus longs que les gaines foliaires; feuilles axillantes séchant et finissant par tomber. Gaines des feuilles pileuses



Pl. 2. — *Brachiaria Leandriana* J. Bosser : **1**, Port; **2**, Epillet vue latérale; **3**, Fleur supérieure, vue de 3/4; **4**, Glume inférieure; **5**, Glume supérieure; **6**, Lemma de la fleur inférieure; **7**, Palea de la fleur inférieure; **8**, Ligule.

sur les marges externes, glabres, ou lâchement pileuses entre les nervures. Limbe à face supérieure glabre, face inférieure lâchement pileuse ou glabrescente, marge un peu épaissie cartilagineuse, scabérule. Poils de la ligule atteignant 0,7-0,8 mm de long. Inflorescence mono ou distachyée à axe principal court (2-4 mm) ou presque nul, glabre, aplati, à 2 marges scabérules. Épillets aplatis dorsiventralement, insérés par 2 à la base des racèmes, par ailleurs solitaires. Dans les paires d'épillets, l'un est courtement pédicellé ou subsessile, l'autre est porté par un pédicelle de ± 1 mm de long. Épillets solitaires à pédicelle court, 0,3-0,5 mm.

Cette espèce était jusqu'ici confondue avec *Brachiaria nana* Stapf., avec laquelle elle a d'ailleurs beaucoup d'affinités. On peut les distinguer comme suit :

B. pseudodichotoma	*B. nana*
— Inflorescence à 1-2 racèmes de 1-1,5 cm de long.	— Inflorescence à 2-4 racèmes plus longs.
— 1 à 2 paires d'épillets géminés à la base des racèmes.	— Épillets le plus souvent géminés, solitaires seulement à l'extrémité des racèmes.
— Épillet étroitement elliptique nettement rétréci à la base.	— Épillet ovale, plus large.
— Glume inférieure égalant de 1/3 de l'épillet.	— Glume inférieure plus grande pouvant atteindre la 1/2 de l'épillet.
— Glume supérieure 5-nervée.	— Glume supérieure 7-nervée.
— Petite plante à feuilles petites lancéolées, chaumes florifères ne dépassant pas 8 cm.	— Plante plus robuste à feuilles plus grandes et à chaumes florifères pouvant atteindre 20-25 cm.

L'échantillon type du *Brachiaria nana* Stapf. (Perrier de la Bâthie 11 202, nº provisoire de Jumelle 107 ou 117) donne une mauvaise idée du port de la plante, car c'est un échantillon mal développé, ayant sans doute été brouté par les animaux. Les caractères de l'épillet, qui par sa forme rappelle un peu celui de *Brachiaria ramosa* comme le note justement Stapf., permet de rattacher à *B. nana* les échantillons suivants : Humbert et Capuron 29 663, Forêt du Zombitsy (Sakaraha); Dequaire 27 212 et 27 101, Mahabo; Descoings 348, Bas Mangoky; Herb. Stat. Antiacridienne Betioky 13; Viennot-Bourgin et Bosser 16 123 Tanandava, Mangoky; Bosser 17 675, Akazoabo; Bosser 9000-9001 Sakaraha.

Cette espèce est donc localisée dans la zone de la forêt semi-décidue du S.-O.

Brachiaria Leandriana J. Bosser, nov. sp. (Pl. 2).

Gramen perenne, 10-20 cm altum, rhizoma crassum. Culmi geniculato ascendentes graciles, glabri, nodis pilosis; stolones longe decumbentes nodis radicantibus. Foliorum vaginae internodiis breviores, pilosae; ligulae nullae;

laminae patulae lineares vel lineari-lanceolatae, acutae, usque ad 11 cm longae, 7 cm latae. Inflorescentia paniculata, angusta, ovata, 3-3,5 cm longa, 1-1,5 cm lata, unilaterales, erecta; racemi 4-5 unilaterales, erecti, usque ad 2 cm longi; rachis triquetra scaberula. Spiculae binatae, ovatae, acutae, 2 mm longae, 1 mm latae, hirsutae, virides vel purpureae. Gluma inferior late ovata, acuta, 1,5 mm longa, 5-nervis. Gluma superior spiculam aequans, subgibbosa, 7-nervis. Anthoecium inferum ♂ vel sterile, lemma glumae superiori simile, ovatum, 5-nervis; palea elliptica, apice truncata, bicarinata. Anthoecium superum ☿ spiculam subaequans, ovatum, apice acutum, laxe ciliolatum, lemma et palea chartacea, laevissima nitida.

Madagascar S.-O. Clairières du plateau calcaire Mahafaly, ouest d'Ejeda; J. Bosser 14.538 in Herb. P.

Plante gazonnante, à souche ligneuse épaisse, protégée par des cataphylles densément pileuses, stolons aplatis rubanés, chaumes également aplatis de 1 mm de diamétre. Gaines foliaires pileuses à marges ciliolées, nervure dorsale carénée. Limbe régulièrement pubescent sur les deux faces à marges lisses ou très finement scabérules. Inflorescence finalement nettement exerte à axe trigone, lisse à la base puis scabérule au sommet, portant quelques soies plus longues à la base et à l'insertion des racèmes. Racèmes courts et denses, courtement pédonculés. Épillets géminés, l'un subsessile, l'autre porté par un pédicelle ± hirsute, de 1,5 mm de long pour les épillets de la base du racéme, 0,5 mm pour les épillets du milieu. Paires d'épillets en général rapprochés (plus rarement distants de 5-6 mm). Épillets à dos convexe, hérissés à densément hirsutes. Glumes herbacées, embrassantes à la base, à nervures saillantes. Fleur inférieure stérile ou mâle, à 3 étamines dont 1 parfois avortée; lemma assez semblable à la glume supérieure mais aplatie sur le dos et hirsute dans sa moitié supérieure seulement. Fleur supérieure convexe sur le dos à glumelles jaune pâle, lisses.

Espèce bien particulière qui n'a été récoltée jusqu'ici que sur les plateaux calcaires Mahafaly.

LE *BEGONIA SQUAMULOSA* HOOK. F. ANALYSÉ ET FIGURÉ D'APRÈS UN MATÉRIEL VIVANT

par N. Hallé et A. Raynal

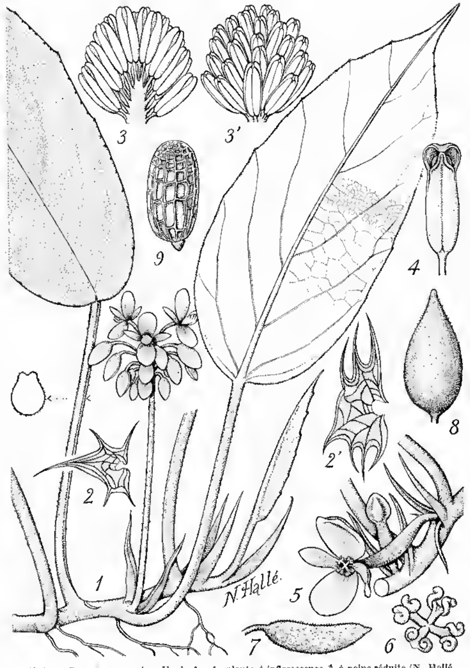
L'espèce essentiellement camerouno-gabonaise, *Begonia squamulosa* Hook. f., est connue, mais de façon très incomplète, depuis 1871. Établie d'après une seule récolte faite par Mann en 1862, la description originale ignore la fleur ♀ et le fruit; l'espèce y est donnée comme dioïque. Gilg, en 1921, place l'espèce de Hooker dans la section des *Fusibegonia;* il en rapproche son *B. bipindensis*, sommairement présenté et de validité discutable.

Nous sommes redevables à M. le professeur Irmscher de plusieurs indications sur ces plantes; l'opinion de cet éminent spécialiste concorde avec la nôtre quant aux synonymies données ci-dessous (in litt.).

Begonia squamulosa Hook f.

Fl. Trop. Afr. **2**: 579 (1871); Keay, Fl. W. Trop. Afr. ed. 2, **1** : 220 (1954).
— *B. longipetiolata* Gilg, Engl. Bot. Jahrb. **34**: 92 (1904); Hutchinson et Dalz., Fl. W. Trop. Afr. ed. 1, **1** : 188 (1927); synonymie établie par Keay l.c. (1954).
— *B. bipindensis* Gilg ex Engl. in Engl., Pflanzenw. Afr. **3**, 2 (Engl. et Dr., Veg. der Erde, IX) : 619 (1921), **nov. syn.**

Plante épiphyte, monoïque (N. Hallé 2992), herbacée ou sous-ligneuse grimpante; tige monopodiale très rarement rameuse, appliquée sur le support, longue de 5-30 cm; nœuds courts; entrenœuds radicifères. Pubescence plus ou moins abondante sur tous les organes, composée de poils remarquables, en petites écailles membraneuses, ferrugineuses, appliquées, à nervures aranéeuses et dents aiguës rayonnantes; ce type d'indument est caractéristique de bon nombre d'épiphytes hygrophiles. Bourgeon terminal protégé par les stipules; celles-ci, médiocrement persistantes, longuement atténuées, atteignent 1-3 cm de longueur. Pétiole charnu, d'un vert souvent mêlé de rouge, nettement canaliculé, pubescent, long de 4-21 cm, redressé. Limbe légèrement succulent, cassant, d'aspect cireux. vert un peu discolore, piqueté de rouge à la marge, elliptique entier ou subanguleux, souvent à peine dissymétrique, de dimensions variables : tantôt très large (20 × 10 cm, Raynal 10349; 27 × 15 cm, N. Hallé 2194) ou moyen (20-22 × 7,5-10,5 cm, Mann 1654), tantôt petit (8 × 3 cm, Thollon s. n.) ou étroit (20 × 4,5 cm, Raynal 9709; 19 × 2,5 cm, Annet 223). La base du limbe est subcordée



Pl. 1. — *Begonia squamulosa* Hook. f. : **1**, plante à inflorescence ♂, à peine réduite (N. Hallé 3246); **2** et **2'**, poils d'env. 1/3 et 1/4 mm, de l'extérieur du tépale supérieur; **3** et **3'**, les deux faces de l'androcée; **4**, anthère déhiscente, longue de 1,5 mm (Letouzey 4121); **5**, bouton et fleur ♀; **9**, couronne stigmatique; **7**, fruit immature (**5** à **7**, Raynal 9790); **8**, fruit mûr; **9**, graine (**8** et **9**, N. Hallé 2193).

à aiguë; sommet à marges plus ou moins anguleuses et terminé par un acumen atténué à caudé; face supérieure glabre; face inférieure à pubescence variable, souvent abondante au stade juvénile, sur les marges et vers le sommet. Nervures secondaires 5-9 paires, ascendantes, un peu irrégulièrement tracées; nervilles indistinctes in vivo, en réticule très fin plus ou moins apparent sur le sec.

Les fleurs ♂ et ♀ ne semblent pas ordinairement apparaître ensemble sur le même pied. Fleurs ♂ groupées en une inflorescence généralement seule, axillaire, pauci- ou plus souvent multiflore ; c'est une cyme contractée ombelliforme à floraison échelonnée. Pédoncule scapiforme souvent long (soit (2-)4-10 cm), dressé, pubescent; 2 bractées opposées situées presque au sommet du pédoncule, naviculiformes, variant de 3 à 10 mm en longueur, plus ou moins caduques; bractées supérieures réduites ou peu développées (jusqu'à 2-3 mm, ANNET 223). Pédicelle de 4-10 mm, recourbé vers le bas dans le bouton, et, comme lui, rosé et ± pubescent. Fleur ♂ à 4 tépales blancs aux extrémités, ± lavés ou striés de rose purpurin vers la base. Tépales externes ovales, de 5-10 × 4 mm; les internes d'environ 4-5 × 1-2 mm. Étamines 25-32, jaunes, à filets connés en une courte colonne et libres sur près de 0,5 mm. Anthères de 1,5-2 × 0,5 mm; deux thèques égales, à sutures sublatérales qui se fendent seulement à la partie supérieure en deux pores; connectif obtus ou subémarginé au sommet. Fleurs ♀ paraissant axillaires, solitaires ou plus rarement géminées, portées par des pédicelles très courts (environ 2-7 mm) et courbés qui les amènent au ras du substrat; un vestige de préfeuille minuscule subulée a été observé sous la base de l'ovaire. Quatre tépales semblables à ceux de la fleur ♂, ou un peu plus grands, et de même couleur. Quatre (5) styles jaunes à base commune subnulle, à partie libre de 2-2,5 mm. Stigmates jaunes en deux lobes spiralés papillifères d'environ 1 mm. Ovaire de 10-13 mm, marbré de fauve, pubescent, fusiforme, de section circulaire, à 4 loges.

Fruit charnu, oblong ou obpiriforme et plus ou moins conique à sommet subapiculé, plus ou moins tacheté, devenant rouge à maturité, atteignant 13-18 × 5-7 mm, porté par un pédicelle très court. Graine suboblongue de 1 mm, brun clair, ornée d'un réticule cellulaire fin.

Type : MANN 1654, fl. ♂ (K, P), 1° lat. N, Sierra del Crystal.

BIOLOGIE

Épiphyte souvent bas, du niveau du sol à 2,50 m, sur support vivant, pourri ou inerte. Trouvé sur des troncs d'arbres, à proximité de petites rivières, en sous-bois très ombragé (N. HALLÉ); sous demi-ombrage en forêt ombrophile atlantique à Légumineuses (R. LETOUZEY); sous forêt ombrophile très sombre (J. et A. RAYNAL 10391); sur grands arbres de montagne (ANNET). Rencontré également rampant sur des rochers, dans des biotopes relativement éclairés : sur blocs granitiques au pied d'un inselberg, en lisière de galerie, à mi-ombre, dans une zone entretenue humide par des suintements faibles, au-dessous d'un chaos ensoleillé à

Euphorbes cactiformes (J. et A. Raynal 9709); dans un sous-bois très clair, sur chaos de blocs granitiques au-dessus d'un à-pic à flanc de colline; les brouillards fréquents entretenaient là une humidité constante favorisant la prolifération de Mousses et de Lichens (J. et A. Raynal 10349). Dans les deux cas, le chaos rocheux était couvert d'une strate herbacée discontinue; l'espèce dominante, *Selaginella Vogelii*, était accompagnée des chasmophytes et épiphytes hygrophiles, *Begonia Staudtii* et *Selaginella Raynaliana;* altitude de ces deux stations, 650 m environ.

La biologie florale, probablement entomophile, est encore totalement inconnue; cependant, les fleurs restent ouvertes au cours de la nuit, ce qui permet de supposer l'intervention d'insectes nocturnes.

Dans la nature, les fleurs ♀, solitaires et presque sessiles, sont peu visibles et semblent peu fréquentes; ceci n'est pas uniquement dû au fait qu'à une inflorescence ♂ multiflore correspond une fleur ♀ unique : il semble que, si les fleurs ♀ sont assez abondantes dans les stations éclairées elles soient réellement rares dans les milieux très ombragés. Deux pieds introduits dans les serres du Muséum (J. et A. Raynal 9709) et placés en milieu bien éclairé, n'ont produit, en près d'une année, que des fleurs ♀. Ceci rejoint les expériences de C. H. Dodson sur les Orchidées monoïques du genre *Catasetum:* il observa une apparition plus abondante de fleurs ♀ dans des conditions d'éclairement plus fort; dans la nature, les pieds se rencontrent presque toujours sous ombrage, et seules les fleurs ♂ sont abondantes : cité d'après L. Bernardi, Musées de Genève **40** : 9 (1963); Dodson, Ann. Missouri Bot. Gard. **49** : 35-56 (1962).

DISTRIBUTION ET RÉFÉRENCES D'HERBIERS

Nigeria : Talbot 1741 (BM, non vu), Oban 1912.

Cameroun : Annet 223, fl. ♂, montagne de Ngowayang, 276, fl. ♂, 287, fl. ♂, et 308, Mont Findé, 424, fl. ♂, Bikéligi, tous de la région de Lolodorf. — Bates 300 (K, non vu), Efulen. — Kalbreyer 155, Mont Cameroun (cité dans Fl. W. Trop. Afr., non vu). — Letouzey 4121, fl. ♂, 45 km NE de Kribi. — J.et A. Raynal 9709, fl. ♂ et ♀, Akoakas, 27 km SE d'Ebolowa; 10349, fl. ♂, Ebolowa; 10391, fl. ♂ et ♀, Njabilobé, 54 km ESE de Kribi. — Zenker 3098 (K, BM, non vu, type non cité de *B. bipindensis* Gilg), Bipindi; 4 (?), fl. ♂, oct. 1918, Bipindi.

Guinée espagnole : Bates 594, fl. ♂, Alen, 15 miles from mouth of R. Benito. — Guiral s.n., Mallico Bahunguy, R. Benito, 80 km de la mer.

Gabon : N. Hallé 2193, fl. ♀, et 2194, fl. ♀, Haut-Abanga; 2992, fl. ♂ et ♀, 3246, fl. ♂, 3363, fl. ♂, 3372, fl. ♂, Bélinga. — N. Hallé et G. Cours 5899, fl. ♂, Etéké. — Thollon s.n., s.l.

NOTES SUR QUELQUES RHAMNACÉES ARBUSTIVES OU ARBORESCENTES DE MADAGASCAR

par R. CAPURON
Centre Technique Forestier Tropical (Tananarive).

Les Rhamnacées sont représentées dans la Grande Ile par 10 genres. Cinq d'entr'eux que nous avons laissés de côté sont soit des arbustes sarmenteux épineux (*Scutia* Comm. ex A. Brongn.) soit des lianes munies de vrilles (*Helinus* E. Mey. ex Endl. et *Gouania* Jacq.) ou non (*Ventilago* Gaertn.), soit des arbrisseaux à port de bruyère (*Phylica* L.). Les 5 autres genres comprennent des arbustes ou des arbres, parfois de grande taille. Ce sont : *Ziziphus* Mill., *Berchemia* Neck., *Colubrina* L. C. Richard ex A. Brongn., *Lasiodiscus* Hook. f. et un genre, que nous décrirons comme nouveau, *Bathiorhamnus*.

I. — ZIZIPHUS Mill.

Trois espèces représentent ce genre à Madagascar : *Z. mauritiana* Lamk. (*Z. Jujuba* Lamk. non Mill.), *Z. Spina-Christi* Willd. et *Z. mucronata* Willd. Une quatrième espèce, *Z. ? sinuatus* H. Perr., décrite sur des échantillons en fleurs est en réalité un Colubrina. Les deux premières espèces citées sont probablement des plantes introduites par les Arabes ou les Hindous (t. Perrier); elles se sont très largement répandues dans l'Ouest de l'Ile, surtout la première, qui envahit littéralement certaines plaines, à faible altitude; on ne les rencontre jamais dans les formations primitives, aussi les laisserons-nous de côté pour examiner seulement le *Z. mucronata*.

Ziziphus mucromata Willd.

Enum. Pl. Berol. : 251 (1809).
— *Ziziphus madecassus* A. PERR. Not. Syst. 11 : 17 (1943); Flore de Madagascar, 123e fam. : 12, tab. 3, fig. 1-3 (1950).

Dans les *Ziziphus mauritiana* Lamk. et *Z. Spina-christi* (L.) Willd., les feuilles (pubescentes-blanchâtres à la face inférieure dans la première espèce, glabres ou glabrescentes dans la deuxième) sont symétriques à la base et obtuses ou arrondies au sommet; les fruits ont un mésocarpe charnu et comestible.

Dans le *Ziziphus madecassus* H. Perr. les feuilles, glabres ou glabrescentes, sont très asymétriques à la base et atténuées en pointe au sommet; les fruits ont un mésocarpe fibreux, presque sec, non comestible. Tous

ces caractères se retrouvent chez le *Ziziphus mucronata* Willd. d'Afrique. La comparaison d'échantillons de l'espèce malgache et de l'espèce africaine (et plus spécialement d'Afrique orientale) nous a conduit à les réunir dans le même taxon.

A Madagascar, le *Z. mucronata* est un arbre qui atteint parfois 15-20 m de hauteur et 0,60 m de diamètre. L'écorce du tronc est très crevassée, noirâtre. Les branches et les rameaux régulièrement étalés et étagés, un peu pendants, lui donnent un port assez particulier. Les jeunes rameaux sont souvent fortement en zig-zag. Les épines stipulaires peuvent devenir très robustes : elles peuvent atteindre 1 cm de longueur; leur base est très élargie et elles sont nettement aplaties de bas en haut : d'abord ascendantes, elles deviennent perpendiculaires aux rameaux; elles sont parfois droites, plus souvent légèrement courbées vers le bas à leur extrémité.

En règle générale, les échantillons du Sud sont nettement pubescents tandis que ceux du Nord sont pratiquement glabres. Des variations analogues s'observent dans les plantes africaines.

Du *Z. mucronata* nous possédons les échantillons suivants :

Ouest (Nord) : Anjavibe, près d'Amparihirano, Daraina, Vohémar, 14705-SF (Fr., 21-8-1955, Mangonga); Montagne des Français, 72-R. 6 (F.), 5672-SF (Fr., 11-9-1952); butte calcaire, près d'Andrakaka, à l'Ouest de Diégo-Suarez, 23.280-SF (Fl., 27-2-1964); plateau de l'Ankarana, 735-R.1 (F., Bois, 8-8-1952, Magonga); Antetikireja, au N. de la presqu'île d'Antonibe, 95-R.259 (F., Magonga); Ambondro-Ampasy, à la base Ouest de la presqu'île d'Antonibe, 18557-SF (Fr., Bois, 2-5-1958, id.)

Sud : Forêt de la Sakamarekely, près d'Ankaraobato, Benenitra, 202-R.18 (F., Tsinefonala); Ampanasanovy près d'Andranomanitsy, Tandrano, Ankazoabo, 140-R.18 (Fr., 12-4-1954, Sary tsinefo); bords d'un ruisseau à Amberomena, près d'Ankazoabo, 15.798-SF (Fr., 14-5-1956, Fatinakoho); thalwegs, dans le bush à Euphorbes, au P.K. 25 de la route Tuléar-Tongobory, 4980-SF (Fr., 2-5-1952, Relefo); vallée de l'Onilahy, aux environs d'Ambohimahavelona, Perrier 19.235 (Fr., V-1933, Type), 4517-SF (Fl., 8-2-1952), 12.688-SF (Fl. passées 15-2-1955, Tsinefonala); Esoba, près de Taobato, Soamanonga, Betioky, 12.842-SF (Fl., 3-12-1954, Ilazomboay ou Sary-tsinefo); bords d'une rivière, entre Behara et Ambatoabo, 8537-SF (Fr., 28-9-1953).

II. — BERCHEMIA Neck.

Elem. II : 122 (1790).
— *Araliorhamnus* H. Perr., Not. Syst. **11** : 14 (1923); Flore : 6 (1950).
— *Phyllogeiton* (Weberbauer) Herzog., Beih. Bot. Zentralbl. **15**: 168 (1903); R. Capuron, Essai Introd. Fl. Forest. Madag. : 78 (Roneot. 1957).

Une seule espèce de ce genre se rencontre à Madagascar. Elle se retrouve également en Afrique.

Berchemia discolor (Klotzsch) Hemsl.

Fl. Trop. Afr. (1868).
— *Araliorhamnus punctulata* H. Perr., Not. Syst. **11**: 15 (1923); Flore, l.c. : 7, tab. 2, fig. 1-4 (1950).
— *Araliorhamnus vaginata* H. Perr., l.c. : 16; Flore, l.c. : 8, tab. 2 ,fig. 5-10.
— *Phyllogeiton discolor* (Klotzsch) Herz. l.c.

Après avoir un moment pensé adopter le genre *Phyllogeilon* (Weberb.) Herz., nous nous rangeons à l'opinion de plusieurs botanistes dont le dernier en date semble être F. White (1962) et nous le considérons comme un synonyme de *Berchemia* Neck. Les caractères invoqués pour la séparation des deux genres sont bien minimes et peuvent tout au plus permettre, comme l'avait fait Weberbauer en 1895, de le tenir pour une section du genre *Berchemia*.

Le genre *Araliorhamnus* H. Perr. (espèce type : *A. vaginata* H. Perr.) ne saurait être maintenu et, à notre avis, il est impossible de ne pas identifier les *A. vaginata* H. Perr. et *A. punctulata* H. Perr. au *Berchemia discolor* (Klotzsch) Hemsl. Nous disposons d'un très grand nombre d'échantillons malgaches provenant de tout le versant occidental de l'Ile (y compris le Sambirano). Comme on pouvait s'y attendre, les variations concernant la taille des feuilles, leur consistance, leur aspect, leur ponctuation, leur pubescence, etc..., sont assez importantes : l'extrême variabilité des conditions écologiques que l'espèce peut supporter (calcaires ou gneiss très secs de l'extrême-Sud de l'Ile, forêts ombrophiles du Sambirano) suffit à expliquer les différences observées. Perrier, pour séparer les deux *Araliorhamnus*, outre des caractères tirés de l'appareil végétatif, a invoqué la bisexualité des fleurs dans l'*A. punctulata* et l'unisexualité de ces dernières dans l'*A. vaginata;* malgré nos nombreuses analyses nous n'avons pas su retrouver les différences invoquées par Perrier.

Dans presque toutes les Rhamnacées de Madagascar l'examen dans une même inflorescence, de fleurs à différents stades de la floraison, fait apparaître des différences assez nettes dans le degré de développement des divers organes; c'est ainsi par exemple, qu'il nous a semblé que les étamines arrivaient à leur taille définitive et à maturité nettement avant les styles; très souvent ce n'est que lorsque les pétales et les étamines se réfléchissent vers l'extérieur de la fleur que l'on voit la colonne stylaire dépasser très nettement le haut du disque et se diviser en 2 ou 3 branches stigmatiques bien individualisées. Peut-être est-ce ce phénomène qui a conduit Perrier à penser qu'il y avait deux types de fleurs. Ayant regroupé en une seule les deux espèces malgaches nous ne croyons pas davantage qu'il soit possible de les séparer des plantes africaines. En Afrique le *Berchemia discolor* a une très vaste aire de répartition, allant de l'Érythrée au Mozambique et de la côte orientale africaine jusqu'en Angola; sur le continent, l'espèce présente également des variations (peut-être moins importantes qu'à Madagascar) mais nous ne pensons pas que là non plus, il y ait lieu de tenter de séparer plusieurs espèces.

A Madagascar le *Berchemia discolor* est tantôt un arbre de faible taille, tantôt (dans l'Ankarafantsika, la presqu'île d'Antonibe, le Sambirano etc...) un arbre pouvant atteindre 20-25 m de hauteur et 0,50-0,70 m de diamètre. Son écorce, noirâtre est crevassée. Le bois, très dur, est parfois exploité; il aurait, autrefois, été utilisé dans la région de Diégo comme succédané du gaïac en construction marine. Les feuilles sont très variables de taille; si, sur les échantillons du Sambirano et de l'Ouest, leur limbe peut atteindre 9 × 4,7 cm, dans certains échantillons

du Sud (10371-RN), il ne dépasse souvent pas 1,5 × 0,8 cm. Sur les individus à grandes feuilles le limbe est souvent aigu ou même assez nettement acuminé; sur ceux à petites feuilles il devient très obtus. La pubescence des organes végétatifs (ramules, pétioles, face inférieure du limbe) est également très variable : nulle ou presque dans la majorité des cas elle peut devenir très perceptible au toucher dans d'autres (c'est le cas en particulier des échantillons de la région de Manombo). Pour toutes ces variations, il y a des cas intermédiaires qui empêchent toute délimitation de taxa infraspécifiques. Le fruit, très peu variable de taille et de forme, possède un mince exocarpe charnu comestible.

Nous connaissons le *Berchemia discolor* des localités suivantes :

Ouest (Nord) : Forêt d'Orangea, à l'Est de Diégo-Suarez, sur sables 23272-SF (Fr., 24-3-1964); vestiges de forêt, sur sables, près d'Antsoha, au Sud du Pic Raynaud (piste d'Andrafiabe à la baie de Rigny), 8387-SF (Fr., 20-1-1954, Hotrombengy), 20.363-SF (Fl., 9-11-1961); forêt de Sahafary, dans le bassin de la Saharaina, sur sables, 6289-SF (Fl., 10-12-1952).

Sambirano : Environs d'Anorotsangana, Ambanja, 2577-SF (Fl., 13-8-1950, Vavanga); Ankazomiteraka, près d'Ambaliha, Anorotsangana, 14.993-SF (Fl., Bois, 7-10-1955, Vavangy).

Ouest : Antetikirejy, dans le N. de la presqu'île d'Antonibe, 90-R.259 (F.); forêt d'Ambondro-Ampasy, Antonibe, Analalava, 18.820-SF (Fl., 29-10-1958, Sarikomanga); Anjiamanitse, Soalala, 64-R. 174 (F., Sarikomanga); Antsoha, Soalala, 3631-SF (Fr., 19-1-1951, Sarikomanga); massif de l'Ankarafantsika, près d'Ampijoroa, Marovoay, 7644-SF (Fr. imm. 5-11-1953, Nato), 8096-SF (Fr., 16-12-1953); forêt de Mandanisafa, près d'Ampangorina, Maintirano, 12.642-SF (Fr., 27-11-1954, Selintsihotsy); forêt d'Amboloandro, près d'Andrafia, Maintirano, 106-R. 153 (F., Nato); forêt de l'Antsingy, près de la clairière d'Ambodiriana (piste Antsalova-Tsiandro), s.nº R. 4 (Fr. 3-1952); forêts subcôtières, sur sables, à l'Ouest de Besara, Antsalova, 6878-SF et Léandri, Capuron et Razafindrakoto 2254 (Fr., 27-12-1952); forêt de Marofandilia, au N.E. de Morondava, 6309-SF (Fl., 14-11-1952, Tsiandalana), 26-R. 19 (F., Bois, Tsiandalana); environs d'Analaiva, à l'Est de Morondava, 16.636-SF (Fr., 27-1-1957, Tsiandalana); forêt d'Analatelo à l'Est de Manamby, Mahabo, 12.655 (SF (Fl., 13-10-1954, Tsiandalana); environs d'Andranovorisosotra, entre Morondava et Befasy, 12.243-SF (Fl., 22-10-1954, Borodoka); environs de Bevantaza, Befasy, Morondava (vallée de la Maharivo), 40-R. 19 (F., Tsiandalana), 12.287-SF (Fl., Bois, 14-12-1954, Tsiandalana); forêt de Beala, près d'Andranomena, Beharona, Manja, 27-R.279 (Fr., Tsiandalana); forêt de Mangona, près de Mitsinjo, Andranolava (haut bassin du Fiherenana), 39-R. 224 (F., 6-2-1951, Borodoky); forêts tropophylles aux environs d'Andranovory (route Tuléar-Sakaraha, vers les P.K. 50-60), 12.719-SF (Fl. 20-12-1954, Borodoka); forêt tropophylle basse (transition avec le bush à Euphorbes) aux environs d'Andranohinaly (vers les P.K. 45-50 de la route Tuléar-Sakaraha), 4563-SF (Fr., 28-1-1952, Borodoka), 20.757-SF (Fl., 12-1961); id. (vers le P.K.) 28 F. Chauvet 374 (Fl., 21-11-1962); Bereketa, Ianakafy, Betroka, 41-R.244 (F., Borodoky); vestiges de forêts tropophylles, dans le haut bassin de la Menarahaka, à l'Est d'Ihosy, 11.629-SF (Fr., 2-1955), 20.409-SF (Fl., 4-12-1961).

Sud : Route de Tuléar à Manombo, à quelques kilomètres au Sud de Manombo, F. Chauvet 162 (Fl. j., 4-11-1961), 217 (Fl., 23-11-1961), 253 (Fr., 25-1-1962); vallée de l'Onilahy, aux environs d'Ambohimahavelona, 4515-SF (Fr., 8-2-1952, Borodoke); environs du lac Manampetsa, Perrier 19.160 (F.); Ankororoka, au N. du Cap Sainte-Marie, 444-SF (Fr., 2-1949, Borodoka); environs de Marosoritra, au Sud d'Antanimora 4435-SF (Fr. imm., 12-12-1951, Borodoke); base du massif de l'Angavo, à l'Est d'Antanimora, 11.707-SF (Fr., 2-1955, Borodoka); Andranobory, à l'Est du Mandrare, entre Amboasary et Fort-Dauphin, 8210-SF (Fr., 2-12-1953, Borodoke); Soatana, près

d'Imonty, Behara, 10.371-RN (Fl., 21-11-1959, Borodoka); environs d'Imanombo, Bosser 10.249 (Fl., 10-1956, Borodoka).

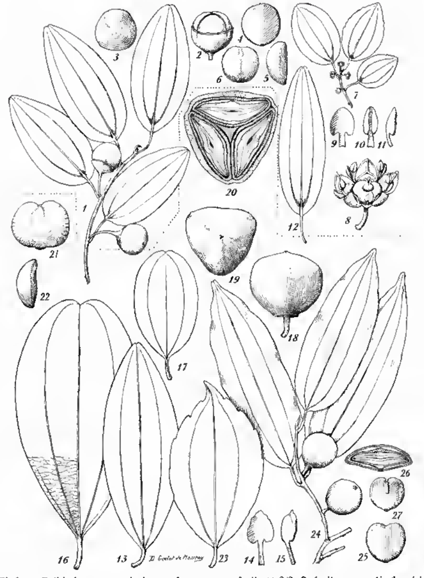
III. — **BATHIORHAMNUS** R. Capuron, gen. nov.

Arbores. Foliis alternis, petiolatis, basi 3-nervis acrodromis, marginibus integris vel dentatis, stipulatis, stipulis lateralibus parvis. Inflorescentiae fasciculiformes axillares. Flores (fere *Colubrinae*) hermaphroditi pedicellati 5-meri, receptaculo parum concavo; sepala 5, triangularia, valvata, supra carinata, punctato-pellucida, margine receptaculi inserta; petala 5, parva, unguiculata, lamina plus minusve abrupte dilatata, cucullata; stamina totidem oppositipetala, filamentis brevibus, antheris ovatis discus crassus, planus, intus receptaculo vestiens (discus *Colubrinae*) a parte superiore germinis liberus; germen receptaculo infra discum adnatus, apice in stylum profunde 3-fidum attenuatus; germinis loculi ovulaque 3. Fructus drupaceus, sphaericus vel obscure 3-gonus et 3-sulcatus, basi cicatrice annulari receptaculi brevissima cinctus; pyrenis (1-2) 3 osseo cartilagineis indehiscentibus. Semina late ovata vel rotundata, apice plus minusve emarginata, arillo nullo, putamine coriaceo, albumine carnoso; radicula infera, cylindrica; cotyledones plani basi emarginati, apice plus minusve late emarginati.

Typus generis : *Bathiorhamnus Louveli* (H. Perr.) R. Cap.

Ce genre se caractérise essentiellement par ses fruits drupacés contenant trois noyaux (parfois 1 ou 2 seulement par avortement) indéhiscents, ses graines non arillées, à téguments coriaces, non luisants, abritant un embryon albuminé, ensemble de caractères que l'on ne retrouve ni dans les *Colubrina* ni dans les *Lasiodiscus*. Parmi les autres caractères constants du genre, signalons les feuilles alternes trinerves, à nervures basales acrodromes ayant presque la même épaisseur au sommet qu'à la base, les stipules petites, latérales, les inflorescences fasciculiformes. Les caractères du fruit rapprochent le genre *Bathiorhamnus* des genres *Rhamnus* et *Scutia*, mais il s'en sépare par ses caractères floraux (ovaire non libre au fond d'une coupe réceptaculaire très concave) et par sa nervation foliaire. Du genre *Oreorhamnus* Ridley, il se distingue par la nervation foliaire et par l'organisation florale (disque); les fruits de ce dernier genre ne paraissent pas encore avoir été décrits.

Précisons quelques caractères des fruits et des graines. Les fruits sont en général globuleux, parfois très obscurément trigones. Le réceptacle floral, légèrement accru, entoure la base du fruit à laquelle il adhère. Le sommet du fruit porte les restes des trois branches stylaires. Le péricarpe, mince ou assez épais, se pourrit lorsque les fruits tombent au sol, libérant ainsi les noyaux. Ceux-ci très comprimés antéro-postérieurement, ont un contour orbiculaire ou ellipsoïdal (plus large que haut); à sa base le noyau est muni d'une ouverture par où s'aperçoit la base de la graine et par où sort la radicule au moment de la germination. Les parois du noyau sont très fibreuses-cartilagineuses, de couleur blanchâtre. La



Pl. 1. — *Bathiorhamnus cryptophorus* : **1**, rameau an fruits × 2/3; **2**, fruit, une partie du péricarpa anlevée, gr. nat.; **3**, fruit, vu de dessus, gr. nat.; **4**, **5**, **6**, noyau, vu par les faces ventrale, dorsale et de profil, × 2/3; **7**, rameau en fleurs × 2/3; **8**, fleur × 4; **9**, pétale étalé × 8; **10**, **11**, pétala, vu par la face interne et de profil × 8; **12**, feuille × 2/3. — *Bathiorhamnus Louveli* ssp. *Louveli* var. *Louveli* : **13**, feuille × 2/3; **14**, **15**, pétala, étalé et de profil × 8. — *Bathiorhamnus Louveli* ssp. *macrocarpus* : **16**, **17**, feuilles × 2/3; **18**, **19**, fruit, vu de profil et da dessus × 2/3; **20**, fruit, section transversale, gr. nat.; **21**, **22**, noyau, face dorsale et de profil × 2/3. — *Bathiorhamnus Louveli* ssp. *Louveli* var. *dentatus* : **23**, feuille × 2/3. — *Bathiorhamnus Louveli* ssp. *Louveli* var. *reticulatus* : **24**, rameau en fruits × 2/3; **25**, noyau × 2/3; **26**, noyau, section transversale, × 2/3; **27**, graine × 2/3.

graine a la même forme que le noyau et est dépourvue d'arille à sa base; les téguments, brun rougeâtres sont souples mais coriaces (sur le frais), assez ternes. L'albumen est aussi épais que les cotylédons. Ceux-ci sont foliacés et occupent toute la largeur de la graine, ils sont nettement émarginés au sommet et cordés à la base; la radicule est cylindrique. Au moment de la germination la radicule sort par l'orifice basal du noyau; celui-ci par des fentes le long de ses angles latéraux se divise partiellement en deux valves libérant ainsi la jeune plantule.

Nous avons reconnu deux espèces dans le genre *Bathiorhamnus.* Elles peuvent se séparer ainsi :

1. Feuilles coriaces ou parcheminées, entières ou grossièrement dentées dans leur moitié supérieure. Pas de domaties en saillie à la face supérieure du limbe à l'aisselle des nervures basales... *B. Louveli.*

1'. Feuilles membraneuses ou submembraneuses finement denticulées sur les marges. Aisselle des nervures basales munies en général d'une domatie faisant nettement saillie à la face supérieure du limbe.............................. *B. cryptophorus.*

1. **Bathiorhamnus Louveli** (H. Perr.) R. Capuron comb. nov.

— *Macrorhamnus Louveli* H. Perr., Not. Syst. **11** : 22 (1943); Flore : 24, tab. 6, fig. 1-2 (1950).

Typus speciei : Louvel 2

Le *Bathiorhamnus Louveli*, au sens où nous l'entendons est une espèce de très vaste répartition occupant toute l'île à l'exception du Domaine du Sud. Bien entendu, sur une aire aussi grande, il n'est pas surprenant d'observer des variations importantes : celles-ci intéressent l'appareil végétatif (taille et forme du limbe, aspect de sa surface, lisse ou fovéolée, marges entières ou dentées) ainsi que les fruits (surtout taille); la forme des pétales varie également mais nous avons trop peu d'échantillons fleuris pour pouvoir établir des corrélations nettes entre leurs variations et celles présentées par les autres organes : dans certains échantillons, les pétales ont une lame qui se dilate brusquement au-dessus de l'onglet (le pétale ayant alors la forme d'une pelle), dans d'autres le passage de la lame à l'onglet est progressif, dans d'autres enfin les pétales sont étroitement obovales, sans délimitation nette entre les deux parties. En nous basant à la fois sur les caractères énoncés plus haut et sur la répartition géographique nous avons divisé l'espèce en deux sous-espèces et quatre variétés. Peut-être, lorsqu'elles seront mieux connues, certaines de ces variétés pourront-elles être élevées au rang de sous-espèce.

Nous les séparons de la façon suivante :

a. Feuilles généralement ovales, à partie inférieure plus large que la supérieure, s'atténuant généralement en pointe vers le haut. Fruit ne dépassant pas 15 mm de diamètre.......... ssp. *Louveli.*

b. **Limbe à bords entiers.**

c. **Limbe à surface lisse ou très finement fovéolée (Bassin supérieur du Mangoro)** .... **var.** ***Louveli.***

c'. **Limbe à surface très nettement fovéolée (Ouest)...** **var.** ***reticulatus.***

b', **Limbe à bords souvent grossièrement denté ou sinué dans la moitié supérieure, à surface lisse ou très finement fovéolée (Nord)** .... **var.** ***dentatus.***

a'. **Feuilles généralement elliptiques ou obovales, généralement à plus grande largeur dans la moitié supérieure. Limbe entier. Fruit atteignant 20-30 mm de diamètre (Est)**....... **ssp.** ***macrocarpus.***

a) var. **Louveli** (Typus : Louvel 2).

Le type de cette variété proviendrait de la forêt d'Analamazaotra; nos recherches pour retrouver dans cette forêt des individus lui correspondant parfaitement sont demeurées vaines. En revanche, dans le bassin du Mangoro, à hauteur de Moramanga (c'est-à-dire à peu de distance à l'ouest de la localité du type), nous avons rencontré des exemplaires de *Bathiorhamnus* que nous croyons pouvoir rapporter à cette variété. L'un (18.783-*bis* SF, stérile) provient d'une forêt située à une dizaine de kilomètres à l'est de Marovoay (canton au nord de Moramanga); l'autre (18.408-SF, Fr.) a été récolté dans les escarpements rocheux de la Mandraka, à la sortie des gorges du torrent (au P. K. 70 de la route Tananarive-Moramanga). Dans ce dernier échantillon, les fruits mesurent environ 15 mm de diamètre; les noyaux, presque orbiculaires ont 10-12 mm de diamètre.

b) var. **reticulatus** R. Capuron, var. nov.

A var. ***Louveli*** **differt foliis manifeste foveolatis.**

Typus var. : 18-471-SF.

Dans cette variété, spéciale à l'Ouest (depuis la région d'Analalava jusqu'à l'extrême limite sud-orientale du Domaine) les feuilles sont très nettement fovéolées sur les deux faces; le limbe peu coriace, paraît avoir des dimensions moyennes plus grandes que dans la variété précédente (les feuilles ont souvent plus de 8-10 cm de longueur et atteignent jusqu'à 15 cm). Les quelques fruits que nous avons vus ont des dimensions analogues (ou un peu plus réduites) à celles de la var. *Louveli.*

Ouest : Massif de l'Ankarafantsika aux environs d'Ampijoroa, sur sables, 87-R. 174 (F.), 11.995-SF (F.), 18.471-SF (Fl., 19,21-11-1957); Anjiafitatra, près du mont Tsitondroina (au N. d'Ankirihitra), Perrier 1373 (Fl., 12-1901); forêt d'Ankarokaroka, près d'Antafia, Sitampiky, Ambato-Bœni, sur sables, 17.743-SF (Fl., 5-3-1957); forêt de l'Antsingy, aux environs de la clairière d'Ambodiriana (piste Antsalova-Tsiandro), sur calcaires, 18.033 ter-SF (F.); vestiges de forêt tropophylle dans le haut bassin de la Menarahaka, à l'Est d'Ihosy, 166-R. 10 (F., Tsinefo), 32-R. 320 (F., Tsimahafoitompo), 34-R.239 (F.), 135-R. 239 (F., Tsimahafoitompo), 7643-SF (Fl. j., 30-10-1953), 13.727-SF (Fr., 27-1-1955); massif de l'Analavelona, au N.E. de Tulear, vers 1 300 m d'alt.,

165-R. 123 (F.); forêt de Vohibasia, au N. du haut Fiherenana, 118-R. 161 (F.); forêt de Zombitsy, près de Sakaraha, sur sables, 18.591-SF (F., Bois, 20-6-1958); vallon boisé sur le versant Est du massif du Vohidava, près d'Anadabolava (Moyen Mandrare), 22.582 ter-SF (F.).

c) var. **dentatus** R. Capuron, var. nov.

A ceteris varietatibus differt foliis apice grosse dentatis vel crenatis.

Typus var. : 20.075-SF.

Dans cette variété le limbe de la majorité des feuilles, dans sa moitié supérieure, est muni sur les bords de 3-6 grosses dents ou crênelures. Sur les jeunes feuilles le sommet des dents est munie d'une glande conique tôt caduque. Cette variété paraît localisée dans le Nord de l'Ile où on la rencontre depuis 200-300 m d'alt. jusqu'à 1 600 m; dans les individus récoltés en altitude les feuilles deviennent très coriaces .A Nossibé a été récolté un échantillon que nous rapportons à cette variété : il a des feuilles particulièrement grandes (jusqu'à 20 × 6 cm); il s'agit probablement d'une forme de jeunesse.

Centre (Nord) et Ouest (Nord) : Massif de la Montagne d'Ambre, rive gauche de la rivière des Makis, vers 600 m d'alt., 20.075-SF (Fl., 21-11-1958); forêt d'Analandriana, versant Nord de la Montagne d'Ambre, près de Sakaramy, vers 300 m d'alt., sur basaltes, 20.963 ter-SF (F.); forêt de Sahafary, dans le bassin de la Saharaina, sur sables, vers 300 m d'alt., 20.113 bis-SF (F.), 23.066-SF (Fl., 27-12-1963); forêt d'Analamahitsy, sur basaltes, entre Anivorano-Nord et Ambondromifehy, vers 350 m d'alt., 22.023-SF (Fr., 16-2-1962);

Centre : Massif de l'Ambohimirahavavy, sur la retombée Sud du plateau de Marofamamo, à l'Est de Mangindrano (Bealanana), vers 1 600 m d'alt., 986-SF (Fr. imm., 6-2-1951, Telotritry).

Sambirano : Ile de Nossibé, à Bemangaoka, 9393-RN (F., Telotritry).

d) var. **macrocarpus** R. Capuron, var. nov.

Foliis integris coriaceis, pro parte obovatis, fructibus majoribus (20-30 mm diam.).

Typus var. : 8970 SF.

Nous groupons dans cette variété les échantillons du Domaine de l'Est. Les feuilles y sont assez variables de forme mais il y en a presque toujours, dans chaque échantillon, dont le limbe est assez nettement obovale ou largement elliptique. Les fruits que nous avons vus à maturité ont de 20 à 30 mm de diamètre; ils sont globleux ou parfois nettement plus hauts que larges. Dans les fruits de 30 mm de diamètre le péricarpe atteint 2-4 mm d'épaisseur (il est plus épais au dos des loges); les noyaux, assez fortement bombés en dièdre sur leur face adaxiale, mesurent 20-23 mm de largeur, 17 mm de hauteur et 8-9 mm d'épaisseur; la graine mesure 20 mm de largeur et 16 mm de hauteur; les cotylédons, échancrés

à la base et au sommet mesurent 19 × 14 mm; quant à la radicule elle mesure 3,5 mm de longueur.

A la var. *macrocarpus* nous rapportons les échantillons suivants :

Est : forêt sublittorale, sur sables, près du terrain d'aviation de Vohémar, 14.251. SF (Fl., 7-7-1955, Telotritry); bassin de la Fananehana, massif de l'Androrona, vers 600-700 m d'alt., 8970-SF (Fr., 2-1954); forêt de Tsirakambolozatsy-Mananara, près d'Ankarany Antsirabe, Mandritsara, 111-R. 301 (F.); collines et falaises maritimes au Nord d'Ivontaka, au Sud de Mananara, 18.215-SF (Fr., 5-9-1957); Réserve Naturelle n° 1, Ambodiriana, Tamatave, s.n. R. 4 (Fr.); forêt d'Analamazaotra, Périnet, 2970 bis-R. 4 (F.); Andrambovato, à l'Est de Fianarantsoa, vers 900 m d'alt., 13.272-SF (Fr., 10-2-1955, Ravinaviotra); forêt de Misevo, Ihorombe, Farafangana, 16.083-SF (Fr., 29-3-1956, Hazomasy); forêt de Bemelo, près de Farafangana, 68-R. 146 (F., Ravinovy)

IV. — COLUBRINA Rich. ex Brongn.

Ann. Sc. Nat., sér. **1**, **10** : 368 (1827).
— *Macrorhamnus* Baill, in Adansonia, **11** : 275 (1874).

A plusieurs reprises, tant dans la Révision des Rhamnacées que dans la Flore, Perrier de la Bathie s'était demandé si les genres *Macrorhamnus* et *Lasiodiscus* ne devaient pas être rapportés au genre plus ancien *Colubrina*. Il ne fait aucun doute que par les caractères de ses fruits et de ses graines le genre *Macrorhamnus* doit être réuni au genre *Colubrina*. En revanche, pour les mêmes raisons, le genre *Lasiodiscus* doit subsister.

Nous plaçons dans le genre *Colubrina* les Rhamnacées malgaches ayant un fruit capsulaire 3-coque, déhiscent, des graines munies à leur base d'un petit arille à bords entiers, un hile réduit à une simple fente sans épaisseur, des téguments séminaux crustacés souvent luisants, un albumen abondant, une radicule nettement saillante au-delà des cotylédons (échancrés à leur base). Ces caractères se rencontrent chez tous les *Macrorhamnus* décrits (à l'exception du *Macrorhamnus Louveli*) ainsi que chez les *Ziziphus? sinuatus* H. Perr. et *Lasiodiscus Alluaudi* H. Perr.

Dans le matériel des *Colubrina* malgaches nous avons reconnu cinq espèces qui peuvent se séparer comme suit :

1. Feuilles alternes ou opposées ou subopposées, jamais fasciculées; pas de rameaux courts.
   2. Arbuste sarmenteux ou liane. Feuilles alternes régulièrement dentées sur leur marge, les dents munies d'une glande conique .... 1. *C. asiatica* (L.) Brongn.
   2'. Arbustes ou arbres dressés. Feuilles entières ou irrégulièrement crênelées.
      3. Feuilles opposées (quelques paires parfois subopposées), très entières, dépourvues, à la face inférieure du limbe, de glandes circulaires. Exocarpe du fruit nettement charnu (sur le frais) et se séparant tardivement de l'endocarpe .... 2. *C. decipiens* (Baill.) R. Cap.
      3'. Feuilles alternes (exceptionnellement quelques feuilles opposées ou subopposées), entières ou irrégulièrement crênelées.

Exocarpe sec, se séparant rapidement de l'endocarpe. Feuilles le plus souvent pourvues, à quelque distance des marges, de glandes circulaires ou elliptiques .... 3. *C. Faralaotra* (H. Perr.) R. Cap.

1'. Rameaux de deux sortes, les uns (rameaux longs) portant des feuilles alternes, subopposées ou opposées, les autres (rameaux courts) portant à leur sommet des feuilles fasciculées. Feuilles toujours très entières. Exocarpe sec.

4. Feuilles à limbe elliptique ou ovale, à plus grande largeur vers le milieu ou au-dessous, dépassant presque toujours 20 mm de longueur. Présence presque constante d'une ou plusieurs glandes cylindracées-coniques sur le haut du pétiole ou à la base du limbe .... 4. *C. Alluaudi* (H. Perr.) R. Cap.

4'. Feuilles à limbe obovale, à plus grande largeur au-dessus du milieu, dépassant exceptionnellement 15 mm de longueur. Pétiole et limbe dépourvus de glandes cylindracées-coniques. .... 5. *C. Humberti* (H. Perr.) R. Cap.

1. **Colubrina asiatica** (L.) Brongn.

Cette espèce que l'on trouve en Afrique Orientale et Australe ainsi qu'en Asie et Océanie est un arbuste grimpant ou une liane. Elle est toujours localisée près du littoral.

Son port grimpant ainsi que ses feuilles dentées (à dents munies au sommet d'une petite glande conique), à base largement arrondie ou en cœur, permettent de la reconnaître aisément. Comme dans le *Colubrina Faralaotra* les feuilles marquent souvent une nette tendance à se rapprocher par paires et à devenir ainsi subopposées.

Au moment de la déhiscence l'arille de la graine reste fixé à l'axe du fruit ainsi qu'une partie des cloisons interloculaires. La graine est d'un brun grisâtre, à dos arrondi. L'exocarpe, très mince, se détache, au moins en partie, de l'endocarpe.

2. **Colubrina decipiens** (Baillon) R. Capuron, comb. nov.

— *Macrorhamnus decipiens* Baillon, l. c. : 273; Perrier, Not. Syst. **11** : 21 (1943); Flore : 23 (1950).
— *Macrorhamnus sphaerocarpa* H. Perr. Not. Syst. **11** : 21 (1923); Flore : 22 et tab. 5, fig. 5-8 (1950).

Le *Colubrina decipiens* (H. Bn) R.Cap. est soit un arbuste de quelques mètres de hauteur, soit plus souvent un arbre qui peut atteindre de grandes dimensions, jusqu'à 20-25 m de hauteur et 0,60 m-0,80 m de diamètre. Son écorce à rhytidome caduc par plaques, platanoïde, le rend aisément reconnaissable. Ses feuilles sont opposées (parfois subopposées) caduques, 3-plinerves à la base, les deux nervures latérales naissant plus ou moins nettement au-dessus de la base du limbe et atteignant le tiers ou le quart supérieur de la feuille. La forme du limbe, en particulier celle de sa base

et de son sommet, est assez variable (c'est ainsi par exemple que la base peut être obtuse ou arrondie ou cordée). Les bords du limbe sont toujours très entiers. Le limbe est muni de points translucides, parfois très visibles, parfois indistincts, dus à des poches à mucilages; il n'est pas muni, à sa face inférieure, de plages glanduleuses circulaires comme c'est le cas dans le *Colubrina Faralaotra*. Les stipules, à demi intrapétiolaires, libres l'une de l'autre, triangulaires aiguës, peuvent atteindre 5-6 mm de longueur et sont très caduques; elles sont pliées carénées en long suivant leur ligne médiane et sont munies sur leur face interne de 7-8 longs bâtonnets glanduleux.

Les inflorescences sont axillaires des feuilles, parfois de leurs cicatrices. Ce sont de petites cymes brièvement pédonculées (2-5 mm), plusieurs fois ramifiées, multiflores, (atteignant 1,5 cm de diamètre environ). Tous les axes de l'inflorescence ainsi que les bractées et les pédicelles sont densément pubescents roussâtres. Les bractées sont petites, triangulaires obtuses, très caduques. Les fleurs généralement 5-mères, rarement 6-mères, sont hermaphrodites et ont un pédicelle de 2,5-3,5 mm à l'anthèse. Leur diamètre atteint 7 mm. Le réceptacle est en cupule très largement évasée, peu profonde. Les 5 sépales, valvaires, triangulaires (2 × 2 mm environ), très étalés à l'anthèse, sont densément pubérulents extérieurement, glabres intérieurement et munis sur cette face d'une carène médiane qui s'épaissit, sans se bifurquer, vers la base du sépale. Par transparence on observe dans les sépales de gros points translucides. Les pétales, obovales, d'environ 1,8 mm de longueur, n'ont pas d'onglet net; ils sont cucullés et plus ou moins repliés en long dès la base qui est simplement rétrécie (ils ont un peu la forme d'une cuillère); vers leur tiers inférieur leur dos est épaissi et présente des points translucides. Les étamines, encapuchonnées par les pétales, surtout dans le bouton (elle sont alors rabattues contre le disque), sont à peine plus longues que ceux-ci mais leur filet est, à l'anthèse, un peu replié au sommet vers l'intérieur; les filets, peu élargis à la base, ont 1,5 mm de longueur; les anthèses largement ovales, excisées à la base, ont au plus 0,5 mm; elles sont fixées sur le filet au fond de leur excision basale, un peu dorsifixes; leur déhiscence est longitudinale latérale. Le disque est plan, un peu cannelé radialement en surface (impressions des anthères et des carènes sépalaires dans le bouton), pentagonal, échancré aux angles par les bases des pétales et des filets staminaux qui s'insèrent au-dessous de son bord. Il est glabre et a environ 3,5 mm de diamètre. Il est interrompu au centre pour laisser passer le style. L'ovaire, à l'exception du style, est complètement noyé dans le réceptacle (celui-ci bourré de mucilage) au-dessous du niveau du disque. Il est à 3 loges 1-ovulées. Le style est tantôt très court (0,5 mm à peine) et dépasse peu le niveau du disque tantôt bien développé (et atteint alors 1 mm); il porte des cils près de sa base et il est divisé à son sommet en 3 lobes très courts, obtus.

Dans le *Colubrina decipiens* tel que nous le comprenons nous inclurons l'espèce décrite par Perrier sous le nom de *Macrorhamnus sphærocarpa*. Cet auteur, pour séparer les deux espèces, a invoqué des caractères

tirés des feuilles et des fruits. Dans le *M. sphærocarpa* le limbe serait 3-plinerve à la base, les deux nervures latérales atteignant le sommet du limbe, tandis que dans le *M. decipiens* le limbe serait 5-plinerve, avec les deux nervures latérales les plus inférieures beaucoup plus courtes que les suivantes très longues. Le *M. sphærocarpa*, décrit sur deux échantillons provenant des rocailles très sèches du Sud, a un feuillage nettement moins opulent que celui des plantes que l'on peut rapporter à l'autre espèce; aussi l'espace compris entre l'extrême base du limbe et le point où les deux nervures latérales principales se séparent de la médiane y est nettement plus réduit; les « deux nervures latérales les plus inférieures », qui ne sont en fait qu'une ramification externe des nervures basales principales, existent dans les deux espèces, mais dans les plantes à feuillage réduit elles naissent à la base du limbe tandis que dans celles à feuillage plus développé elles se séparent de leur nervure-mère plus ou moins nettement au-dessus de la base. Il n'y a donc, foncièrement, aucune différence entre les deux « espèces » sous le rapport des feuilles. Quant aux fruits il sont « sphériques, petits, sans sillons ni angles, très tardivement déhiscents, avec exocarpe restant soudé aux coques après déhiscence » dans le *M. sphærocarpa*, « ovales-trigones, avec exocarpe déhiscent en trois valves bifides dorsalement, libre, n'adhérant pas à la face externe des coques » dans le *M. decipiens*.

En fait, dans les deux « espèces », les fruits arrivés à maturité complète sont déhiscents et l'exocarpe se sépare des coques (sur le frais l'exocarpe est assez épais, charnu, et il met assez longtemps avant de se dessécher). Restent la taille et la forme des fruits. Dans le *M. sphærocarpa* les fruits sont effectivement globuleux, très faiblement trigones et ne dépassent guère 8-10 mm de diamètre; dans les *M. decipiens* de la région de Morondava et des berges de l'Onilahy ils sont nettement ovoïdes trigones et de taille plus grande; quant aux *M. decipiens* de la région de Diégo-Suarez leurs fruits ont une forme analogue à ceux de *M. sphaerocarpa* mais leur diamètre atteint parfois 20 mm. A la rigueur, ces différences pourraient peut-être permettre de séparer des variétés mais non des espèces.

Ainsi que nous le définissions, le *Colubrina decipiens* occupe toute la Région occidentale, aux basses altitudes, depuis l'extrême Nord de l'Ile jusqu'au bassin du Mandrare. Aux échantillons cités par Perrier nous ajoutons les suivants :

Ouest : Dunes littorales, à Andavakonko, au Sud d'Andranotsimaiky, presqu'île du Bobaomby, 92 R 157 (F., Kirandrambiavy); forêt d'Orangea, à l'Est de Diégo-Suarez, 13121-SF (Fr., 6-2-1955, Sely), 20.939-SF (Fr., 22-2-1962); forêt à l'Ouest de Besara, Antsalova, 6875-SF (Fl., 27-12-1952); entre Morondava et Mahabo, 4674-SF (Fr., 27-2-1952, Sely), 4518-SF (Fl., Fr. imm.) 22-2-1952, Tatramborondreo), 20882-SF (Fl., 18-1-1962); Tsitake, Morondava, 4672-SF (Fr., 6-4-1952, Selinala); Misokitra, Morondava, 3456-SF (Fr., 25-5-1951); Analamay, près de Belavenoka, Belasy, Morondava, 13164-SF (Fl., 10-1-1955, Tatramborondreo); Antanambao, Befasy, 15543-SF (Fr. imm., 6-2-1956, Tatramborondreo); forêt d'Ihera, au N. de Mitia, Mahaboboka, Tuléar, 130 R 161 (F., Tatramborondreo); Mitsinjo, près de Salary-Nord, Manombo, Tuléar, 12813-SF (F., 18-1-1955, Mandaoza); bush, sur calcaires, avec placages de sables roux, au Sud de la Manombo, 18610-SF (Fr., 25-6-1958); Tuléar, Decary 18554;

bush sur calcaire à Sarodrano Tuléar, 14283-SF (Fr., 26-7-1955, Tatramborondreo); rive gauche de l'Onilahy, entre Tongobory et Ambohimahavelona, 6953-SF (Fr., 4-1953), 12560-SF (Fr., Bois 12-2-1955, Malamasafoy ou Mandaoza); Saint-Augustin, sur calcaires, Perrier s.n° (Fr., 6-1933); falaises calcaires dominant la rive gauche de l'Onilahy, à la baie de Saint-Augustin, 11904-SF (Fr., 3-1955); bush, aux environs de Vohitsara, entre Ambatry (Betioky) et Soaiara,, 11892-SF (Fr., 3-1955); plateaux calcaires dominant la rive Sud-Est du lac Tsimanampetsotsa, 18658-SF (Fr., 2-7-1958; environs d'Ihazofotsy, au bord d'un affluent de la Mananara (bassin du Mandrare), 11851-SF (Fr., 3-1955).

3. **Colubrina Faralaotra** (H. Perr.) R. Capuron, Comb. nov,

— *Macrorhamnus Faralaotra* H. Perr. (sphalgm. *M. Faraloatra*), Not. Syst. **11** : 22 (1943); Flore : 24, tab. 7 (1950).
— *Zizyphus* (?) *sinuatus* H. Perr., Not. Syst. **11** : 18 (1943); Flore : 14, tab. 3, fig. 4-7 (1950).

Nous groupons dans cette espèce tous les *Colubrina* malgaches arborescents ou arbustifs (jamais lianescents) à feuilles alternes ou parfois subopposées, jamais fasciculées, dont le limbe est muni, à la face inférieure, de quelques plages glanduleuses plus ou moins circulaires, visibles surtout par transparence, à marges foliaires entières ou irrégulièrement crênelées-dentées. Ainsi définie l'espèce est assez polymorphe et nous y reconnaîtrons trois sous-espèces.

Avant de passer à l'examen de ces sous-espèces, nous dirons quelques mots sur la disposition des feuilles. L'examen des deux rameaux figurés à la planche 7, dans la Flore de Madagascar, et plus encore celui de certains échantillons, fera apparaître l'anomalie sur laquelle nous voudrions attirer l'attention du lecteur (on la retrouve, tout aussi nettement, dans le *C. asiatica*). Les feuilles, à première vue, paraissent distiques; une observation un peu plus attentive fera apercevoir une inégalité des entrenœuds successifs (à un entrenœud long succède un entrenœud court); de plus, dans le plan formé par les limbes foliaires, on rencontre d'abord deux feuilles d'un même côté du rameau, puis deux feuilles du côté opposé et ainsi de suite. Tout se passe comme si les feuilles étant primitivement opposées-décussées, les deux spires génératrices avaient subi l'une par rapport à l'autre un décalage par translation le long de l'axe du rameau (translation égale à la longueur des entrenœuds courts). De plus, les feuilles sont ramenées dans un même plan par une torsion des rameaux autour de leur axe longitudinal. Des anomalies dans la phyllotaxie paraissent fréquentes chez les Rhamnacées. Nous en verrons un autre exemple en étudiant le *Lasiodiscus Pervillei*.

Les trois sous-espèces que nous reconnaissons dans le *Colubrina Faralaotra* peuvent se séparer comme suit :

a. **Fruit glabre ou ayant tout au plus quelques poils très épars et peu visibles.**
  b. **Feuilles à marges très entières, ayant en règle générale 5-10 cm de longueur. Inflorescences le plus souvent multiflores, en cymes pédonculées .... ssp. *Faralaotra*.**

b'. Feuilles à marges entières ou obscurément sinuées, ayant en général moins de 5 cm de longueur. Inflorescences le plus souvent pauciflores, en cymes fasciculiformes ou brièvement pédonculées................ ssp. *sinuata* (H. Perr.) R. Cap.

a'. Fruit pubérulent. Feuilles à marges très souvent sinuées, longues de 5-8 cm. Inflorescences souvent en fascicules. ssp. *trichocarpa* R. Cap.

a) ssp. **Faralaotra**

Cette sous-espèce est localisée dans le Domaine de l'Est, où on la rencontre depuis le bord de la mer jusqu'aux environs de 1 000 m d'alt. La pubescence est nettement plus accusée sur les individus croissant en altitude que sur ceux qui croissent dans les zones basses. Ceux-ci ont été séparés par PERRIER dans une var. *glabrescens* (élevée au rang de sous-espèce dans la Flore), variété que nous conserverons; dans cette dernière, suivant la provenance des échantillons, on peut noter des différences assez sensibles dans la forme des feuilles. Pour l'instant, le matériel étant encore insuffisant nous préférons nous limiter à la reconnaissance de deux variétés seulement. Aux échantillons déjà cités par PERRIER, nous ajouterons les suivants :

a_1) var. **Faralaotra**

— EST (confins du Centre) : Massif de l'Anjanaharibe, à l'Ouest d'Andapa, dans la vallée de l'Andramonta, vers 700 m d'alt., 920-SF et Humbert, Capuron et Cours 24475 (Fl., 14-3-1950, Faralaotra); forêt d'Analamazaotra, Périnet, 582-SF (Fr., 23-3-1949, Faralaotra), 2259-SF (Fl., Bois, 18-12-1950, id.), 3294-SF (Fr., 23-3-1951, id.), 14963-SF (Fr., 3-3-1955, id.), 17974-SF (Fr., 12-4-1958, id.); piste d'Ambohitsara à Madiofasina, Marolambo, 20 R 231 (F., id.); Sahasanata, près d'Antanjonomby, Befody, Nosy-Varika, vers 650 m d'alt., 185 R 116 (F., id.).

a_2) var. **glabrescens** H. Perr.

Not. Syst. **11** : 23 (1943).
— *Macrorhamnus Faralaotra* H. PERR. ssp. *glabrescens* H. PERR., Flore : 26 (1950).

EST : Soanierana-Ivongo, 2431-SF (Fl., 27-12-1949); forêt sublittorale, sur sables, à Tampolo, au N. de Fénérive, 1804-SF (Fr., 23-2-1950), 2971-SF (Fl., Fr., 26-12-1950. Faralaotra) 12485-SF (Fl., 29-11-1954, id.), 13074-SF (Fr., 22-2-1955, id.) 16468-SF (Fl. 29-11-1956, id.), 16544-SF (Fl., Fr., 16-2-1957, id.), 17878-SF (Fl., 27-12-1957, id.), 17916-SF (Fr. 4-3-1958, id.), 289 R 107 (F., Bois, id.), 2 R 255 (F., id.); forêt d'Analalava, sur latérites, à l'Ouest de Foulpointe, 20161-SF (Fl., 3-12-1958), 22784-SF (Fr., 30-10-1963); forêt de Sahasy, près d'Ambodilazana, Tamatave, 15517-SF (Fl., 8-3-1956, Faralaotra); Menagisy, entre Brickaville et Ambila-Lemaitso, 2992-SF (Fr., 29-1-1951, id.), 12302-SF (Fl., Bois, 6-12-1954, id.); Fanajazana, près de Mananjary 10107-SF (Fr., 10-4-1954, id.); Ankazinina, près d'Ambila, Manakara, 593 R 1 (F., id.); Mahatsinjoriaka, Sahasinaka, Manakara, 6 R 229 (F., id.); Manakara, 6550-SF (Fl., 17-11-1952, id.); Kianjanomby, Sahasinaka, Manakara, 6 R 239 (F., id.); Vohitrakora, près d'Ionilahy, Mahabako, Manakara 16065-SF (F., id.); Andohanisahamamy, Ifanirea, Fort-Carnot 7298-SF (Fr. 29-3-1953, Faralaotra ou Hazombazaha); Ranomena, Vangaindrano, 2246-SF (Fr., 30-3-1950, Faralaotra ou Hazombazaha); Antanimora, Manantenina, Fort-Dauphin, 10918-SF (Fr., 24-6-1954, Malemisalaza); forêt d'Hirikiriky, près de Vohibolo, Mahatalaky, Fort-Dauphin, 14534-SF (Fr., 11-5-1955, Malemisalaza);

forêt de Mandritsiva, près de Maromanivy, Fort-Dauphin, 358 R 16 (F., Malemisalaza); Mandena, au N. de Fort-Dauphin, 7416-SF (Fr., 26-2-1953, Id.)

b) ssp. **sinuata** (H. Perr.) R. Cap., comb. nov.

— *Zizyphus* (?) *sinuatus* H. Perr. l. c.

La découverte des fruits de cette plante nous a montré qu'il s'agissait d'un *Colubrina*. Nous avions pensé tout d'abord le considérer comme une espèce distincte du *C. Faralaotra*. Mais comme les caractères distinctifs qui permettraient de séparer les deux espèces sont de faible importance, nous préférons le considérer comme une simple sous-espèce de cette dernière. Elle s'en distingue par ses feuilles plus petites, ses inflorescences souvent fasciculiformes, ses fleurs de plus faible diamètre et portées par des pédicelles particulièrement grêles. Le limbe est très entier ou parfois obscurément sinué-crênelé vers le haut. Cette sous-espèce paraît localisée dans la dépression du Lac Alaotra et du haut Mangoro.

Nous lui rapportons les échantillons suivants :

Est (Bassin du Lac Alaotra et du Haut Mangoro) : Anony, forêt au Nord du Pays Sihanaka, Herb. J. Bot. Trive 2966 (Fr., 13-9-1937) route d'Andilamena, Dequaire 27787 (Fl., Fr., s. d.); vallée de la Menaloha, à l'est du Lac Alaotra, Cours 628 (Type) et Herb. J. Bot. Trive 3919, (Fl., 9-1937), Cours 645 et Herb. J. Bot. Trive 3981 (Fl., id.), Cours 688 et Herb. J. Bot. Trive 3969 (Fl., 1-1938); Ambatondrazaka, d'Alleizette s. nº (Fl., 10-1906); restes de forêt, sur la rive gauche du Mangoro, au P. K. 100 de la route Tananarive-Moramanga, tout près du village d'Ankarahara, 18786-SF (Fr., 9-1958), 20311-SF (Fr., 6-8-1961); vallée de la Mandraka, à l'Est de Tananarive, d'Alleizette 1134 M (8-1906).

c) ssp. **trichocarpa** R. Capuron, ssp. nov.

A ceteris subspeciebus differt fructibus manifeste puberulis, marginibus foliorum fere semper sinuato-crenatis.

Typus subsp. : 10454-SF

Cette sous-espèce paraît localisée dans les Domaines de l'Ouest et du Sambirano, c'est-à-dire sur le versant occidental de l'Ile. Quelques différences s'observent entre les échantillons que nous leur rapportons. Deux, provenant du Sambirano, paraissent avoir des feuilles entières (18922-SF et 4056-SF, tous deux de la vallée de la Beandrona) alors que tous les autres échantillons ont des feuilles crênelées. De plus, les échantillons du Sambirano (tous en fruits) ont des infrutescences en cymes nettement pédonculées; les échantillons des autres provenances ont des inflorescences fasciculiformes ou très brièvement pédonculées; il se peut que durant et après la floraison le pédoncule s'accroisse et atteigne les dimensions observées sur les échantillons fructifiés du Sambirano. Pour l'instant nous ne pouvons accorder à ces différences une valeur taxonomique.

La pubescence que l'on observe sur les fruits (surtout sur les coques, mais aussi sur le réceptacle) est constituée de cils courts et fins d'un blanc

grisâtre; ils sont assez épars et ne cachent jamais les téguments sur les fruits mûrs.

A cette sous-espèce nous rapportons les échantillons suivants :

Ouest (Nord) : Forêt de Sahafary, bassin de la Saharenena (Diégo-Suarez), sur sables, 20971-SF (Fl. 20-2-1962), 22703-SF (Fl., Fr. imm., 25-4-1963).

Sambirano : Vallee de la Beandrona, à l'Est d'Ambanja, sur grès de l'Isalo, 4056-SF (Fr., 25-8-1951), 18922-SF (Fr., 9-11-1958) vallée de l'Antsahalava, Ambanja, vers 350 m d'alt., 10454-SF (Fr., 19-7-1954, Hazomasina).

Ouest (Menabe) : Antsalova (probablement massif calcaire de l'Antsingy), 12466 RN (Fl., 12-2-1962, Tsiambanilaza).

4. **Colubrina Alluaudi** (H. Perr.) R. Capuron, comb. nov.

— *Lasiodiscus Alluaudi* H. Perr., Not. Syst. **11** : 27 (1943); Flore : 30, tab. 8, fig. 1-8 (1950).

La découverte des fruits et des graines de cette espèce permet d'affirmer qu'il s'agit d'un *Colubrina* et non d'un *Lasiodiscus* (graines arillées à la base, à hile réduit à une simple fente, albumen présent).

Cette espèce, ainsi que la suivante, se sépare des précédentes par la présence de deux sortes de rameaux : rameaux d'élongation à entrenœuds développés et rameaux courts à entrenœuds pratiquement nuls. Sur les rameaux longs les feuilles peuvent être opposées ou subopposées, parfois nettement alternes (on retrouve alors dans les entrenœuds les inégalités déjà signalées dans les *Colubrina Faralaotra* et *C. asiatica*). C'est à leur aisselle que prennent naissance les rameaux courts; ceux-ci, souvent hérissés par les stipules persistantes, portent à leur sommet un fascicule de quelques feuilles à l'aisselle desquelles se développent les fleurs. Très nombreux sur les individus croissant dans les stations sèches, les rameaux courts se raréfient sur les individus de stations plus humides mais sont cependant toujours présents.

Les stipules sont soudées en une lame intrapétiolaire plus ou moins profondément bifide (parfois presque jusqu'à la base); elles persistent longtemps, en particulier sur les rameaux courts.

Tous les organes (rameaux, feuilles, pédicelles, réceptacle et face externe du calice) sont nettement pubescents dans leur jeunesse; cette pubescence peut presque complètement disparaître ou au contraire subsister en très grande partie sur les organes adultes. Sur la face supérieure du pétiole, dans sa moitié terminale, ou à l'extrême base du limbe, il y a presque constamment 1-3 glandes ovoïdes-fusiformes (de 1-1,5 mm de long) noirâtres ou rougeâtres. Le limbe, très entier sur les marges, dépourvu de plages glanduleuses à sa face inférieure, est en règle générale ovale ou elliptique; sa plus grande largeur se trouve vers le milieu ou au-dessous; son sommet qui peut-être arrondi ou obtus ou brièvement acuminé est toujours échancré. Ses dimensions sont très variables, à la fois sur le même échantillon ainsi que sur les échantillons de provenances

variées. Sur les rameaux longs bien développés on peut très souvent noter une nette anisophyllie dans chaque paire de feuilles : par exemple (dans l'échantillon 20856-SF) une feuille a un limbe de 35 × 20 mm tandis que celui de la feuille correspondante ne mesure que 15 × 10 mm. Cette anisophyllie se retrouve également dans les feuilles d'un même rameau court (dans la clé de séparation des *C. Alluaudi* et *C. Humberti* nous avons donné les dimensions moyennes des feuilles les plus grandes de chaque échantillon).

Les fruits, globuleux ou un peu déprimés, légèrement trisulqués, mesurent environ 5-7 mm de diamètre; ils sont entourés à leur base, sur un peu plus du tiers de leur hauteur par le réceptacle accru; ils sont glabres, sauf la partie réceptaculaire qui conserve des traces de pubescence. Les graines sont largement ovales, presque orbiculaires et mesurent 3,5-4 mm de longueur. Très souvent les ovaires, sans doute à la suite de la piqûre de quelque insecte, se transforment en galles ayant un peu l'aspect des fruits mais elles sont recouvertes d'une très dense toison fauve-doré.

Le *Colubrina Alluaudi* occupe tout le Domaine de l'Ouest et pénètre jusque dans le bassin du haut Mangoro. Dans la partie méridionale de son aire, il est en contact avec l'espèce suivante mais ne paraît pas pénétrer dans les parties les plus sèches du Domaine du Sud.

Nous distinguerons, en nous basant sur les caractères de la pubescence, deux variétés qui se séparent comme suit :

a. **Organes adultes (feuilles en particulier) devenant glabrescents. .... var. *Alluaudi*.**
a'. **Organes adultes (face inférieure des feuilles surtout) conservant une abondante pubescence roussâtre............. var. *rufovestita*.**

a) var **Alluaudi.**

Cette variété est nettement polymorphe (taille des feuilles très variable) mais il n'est pas possible pour l'instant d'y délimiter des formes bien tranchées. Nous lui rapportons les échantillons suivants (non cités par Perrier).

Ouest (Nord) : Ankarana, rebord Sud du plateau de Mahory, forêt tropophylle sur calcaires (rive gauche du haut Rodo), 23143-SF (Fl., 29-12-1963); Ankarana, plateaux et escarpements calcaires dominant la rive droite de la rivière Andranonakoho 18978-SF (Fr., 15-11-1958).

Ouest (Menabe, jusqu'aux confins du Domaine du Sud) : Beakata, près d'Ambiky, Maintirano, 19906-SF (Fr., 18-3-1957, Sovoka); environs d'Andranohinaly, au P. K. 45 de la route Tyléar-Sakaraha, bush de transition avec la forêt tropophylle, F. Chauvet 17 (Fr., 22-1-1961); forêts tropophyltes vers les P. K. 55-65 de la route Tuléar-Sakaraha (à l'Ouest d'Andranovory), 20729-SF (Fr., 12-1961), 20856-SF (Fr., 4-1-1962), 22284-SF (Fl., 12-12-1962); environs de Bevilany, 20487-SF (Fl., id.); entre Bevilany et Tsimela (ancienne piste Bevilany-Ambatoabo), 22407-bis SF (F.); Marofototra, entre Imonty et Behara, Amboasary, 10381 RN (Fl., 6-12-1959); environs d'Imonty, id., 10671 RN (Fl., 25-2-1958).

Est : Vestige forestier, sur la rive gauche de la Sahampasina (affluent r. g. du Mangoro) en bordure d'un marais, à quelques centaines de mètres au N. du P. K. 102 de la route Tananarive-Moramanga (environs d'Ankarahara), 23203-SF (Fr., 5-1-1964).

b) var. **rufovestita** R. Capuron, var. nov.

A var. *Alluaudi* differt foliis adultis subtus dense pilis rufis vestitis.

Typus varietatis : 20236-SF.

Dans cette variété les feuilles, d'assez grandes dimensions (le limbe atteint 3-5 × 2-4 cm), ont leur face inférieure recouverte d'une très abondante pubescence roussâtre; il en est de même des rameaux feuillés.

Ouest : Forêt de Jarindrano, au Sud du Haut Fiherenena, 20567-SF (Fl., 29-12-1961); forêt de Zombitsy, près de Sakaraha, 6924-SF (Fr., 8-3-1953), 20236-SF (Fl., Fr., 3-5-4-1961); forêt de Kitranga, à 12 km au N. E. d'Ihosy, 11616-SF (Fr. 1-1955).

5. **Colubrina Humberti** (H. Perr.) R. Capuron, comb. nov.

— *Macrorhamnus Humberti* H. Perr., Not. Syst. **11** : 135 (1943); Flore : 28, tab. 6, fig. 3-6 (1950).

Nous conservons provisoirement cette espèce, extrêmement voisine de la précédente et n'en représentant sans doute qu'une forme adptée aux conditions les plus sèches du Domaine du Sud. C'est un arbuste très ramifié, à rameaux très intriqués les uns dans les autres, à feuillage réduit. Les feuilles les plus grandes dépassent exceptionnellement 15 mm de longueur (certaines petites feuilles ne dépassent pas 3 mm). Le limbe toujours émarginé au sommet est en règle générale obovale, à plus grande largeur vers le tiers ou le quart supérieur. Il n'y a pas de glandes fusiformes sur le pétiole ni sur la base du limbe. La pubescence, très nette sur les très jeunes organes, disparaît en totalité ou presque sur les organes adultes.

L'espèce est commune dans tout le Domaine du Sud. Nous lui rapportons également trois échantillons de la région de Diégo-Suarez qu'il est pratiquement impossible, malgré la très grande distance qui sépare les deux régions, de séparer de ceux du Sud; nous connaissons plusieurs espèces présentant le même type de répartition (*Diospyros aculeata* H. Perr., *Operculicarya Decaryi* H. Perr., *Poupartia minor* (Bojer) H. Perr. etc...) et il est probable que ces disjonctions d'aires sont plus apparentes que réelles et proviennent en fait de l'absence ou de l'insuffisance des prospections botaniques dans une grande partie de l'Ouest malgache.

Au *Colubrina Humberti* nous rapportons les échantillons suivants :

Ouest (Nord) : Forêt d'Orangea, à l'Est de Diégo-Suarez, 23268-SF (Fl., Fr., 24-3-1964); bassin de la Saharenana, forêt de Sahafary, 22711-SF (Fr., 25-4-1963), 23314-SF (Fl. Fr., 16-2-1964).

Sud : Plateau calcaire entre la Table (Tuléar) et Ambohimahavelona, dans un ravin, 20844-SF (Fl., 1-1962); rocailles à une vingtaine de kilomètres à l'Ouest de Betio-

ky, s.n. R4 (F.); plateau calcaire, entre Ampanihy et Androka, 478-SF (Fr., 20-2-1949), 20641-SF (Fr., 11-1-1962); sables blancs au Nord de Beloha, 20673-SF (Fr., 13-1-1962); bush, sur sables roux entre Tsihombe et Marovato, 22551-SF (Fr., 27-1-1963); formations dégradées entre Antanimora et le massif de l'Angavo, 20426-SF (Fl., 6-12-1961); restes de bush aux environs d'Ambia, entre Antanimora et la vallée de l'Ikonda, 22494-SF (Fr., 24-1-1963); rocailles entre Amboasary et Behara, 20452-SF (Fl., 7-12-1961); Behara, 10671 RN (Fl., 25-2-1958, Tatarakibo); bush entre Bevilany et Ranomainty, à l'Est d'Amboasary, sur rocailles gneissiques, 20477-SF et 20477 bis-SF (Fl., 11-12-1961).

V. — **LASIODISCUS** Hook. f.

In Benth, et Hook. f. Gen. **1** : 381 (1862).

Les caractères séminaux permettent de séparer ce genre du précédent. Ici les graines sont dépourvues d'arille à leur base; le hile est une ouverture elliptique ou plus ou moins losangique; l'albumen est absent. Ajoutons que la radicule est presque entièrement cachée par la base cordée des cotylédons (elle est nettement saillante dans les *Colubrina* malgaches). De plus, les stipules sont très développées (bien plus que dans les *Colubrina* et les *Bathiorhamnus*) et forment, avant leur chute, un organe en forme d'ergot qui protège le bourgeon terminal.

Deux espèces représentent ce genre à Madagascar. Elles se séparent comme suit :

1. Feuilles penninerves, toujours opposées sur les rameaux fertiles; fruit recouvert d'un très court et très dense velours fauve. .... 1. *L. Pervillei* Baill.
1'. Feuilles trinerves à la base, alternes ou, plus rarement, opposées; fruit glabre.......................... 2. *L. articulatus* R. Cap.

1. **Lasiodiscus Pervillei** Baillon

Adansonia, **13** : 202 (1867-1868); A. Grandidier, Hist. Nat. Madag., Bot., Atlas, **3**, tab. 290; H. Perrier, Not. Syst. **11** : 26 (1943); Flore : 29 (1950).

Cette espèce avait été décrite par Baillon d'après un échantillon récolté en 1841 par Pervillé à Nosy Mitsiou. L'espèce n'ayant pas été retrouvée depuis cette date, Perrier avait émis des doutes sur son indigénat à Madagascar, d'autant plus qu'elle se retrouve à Zanzibar où Pervillé avait également herborisé. Depuis la parution des travaux de Perrier elle a été récoltée en de nombreuses localités à Madagascar.

Cette espèce est un grand arbuste ou un petit arbre pouvant atteindre 8-10 m de hauteur. Sur la pousse terminale du végétal (pousse que l'on ne peut guère observer que sur les sujets de faible taille, encore jeunes), les feuilles sont alternes. Sur les rameaux latéraux les feuilles sont strictement opposées.

De plus, sur ces rameaux latéraux, il y a à chaque nœud trois stipules (libres entr'elles) et non deux comme l'on pourrait s'y attendre. L'examen de l'insertion des feuilles montre que les deux cicatrices d'insertion sont

plus rapprochées l'une de l'autre à la face inférieure du rameau qu'à la face supérieure (l'angle de divergence entre les deux feuilles d'une même paire est d'environ 60° si on le mesure à la face inférieure du rameau, 120° à la face supérieure) ; à la face inférieure il y a une seule stipule interpétiolaire, alors qu'à la face supérieure il y en a deux. Tout se passe comme si à chaque nœud il y avait théoriquement trois feuilles (munies de trois stipules interpétiolaires), avec avortement de la feuille supérieure.

Le *Lasiodiscus Pervillei* est actuellement connu du Sambirano, du Nord de l'Ile, de la région de Soalala et de la dépression Alaotra-haut Mangoro. Sur cette aire étendue l'espèce présente des variations intéressant surtout la taille de ses organes : feuilles à limbe plus grand (jusqu'à 20 × 8 cm), inflorescences longuement (jusqu'à 8 cm) pédonculées, très multiflores dans les échantillons du Sambirano, feuilles plus réduites (5-9 × 1,7-3 cm), inflorescences brièvement (0,7-2 cm) pédonculées et pauciflores dans les échantillons du haut Mangoro. Certains échantillons du Nord faisant transition entre les deux extrêmes il ne saurait être question de reconnaître des taxes infraspecifiques.

Nous lui rapportons les échantillons suivants :

Ouest (Nord) : Sables, près d'Ivovona, au Sud d'Orangea (Diégo-Suarez), 22961-SF (Fl., 15-12-1963) ; bassin de la Saharenana, forêt de Sahafary, sur sables, 20111 bis-SF (J. Fl., 27-11-1958), 23054-SF (Fr. imm., 27-2-1963).

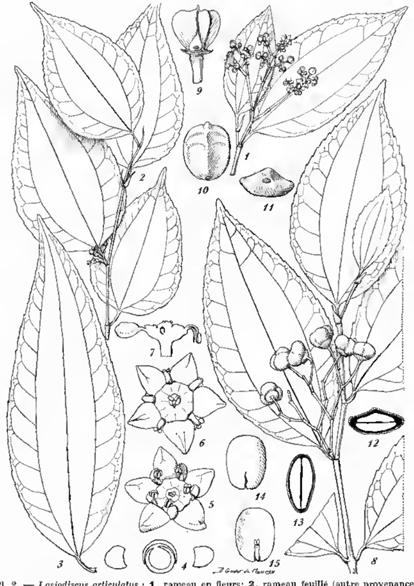
Sambirano : Massif du Bekaka, au Nord de Benavony, Ambanja, 10 et 14 R 25 (F.), 18908-SF et 19558-SF (Fl., Bois, 8-11-1958), 23430 bis-SF (F.).

Ouest (Boina) : forêt de Belomba, près de Mangalahy et de Bekalalao, aux environs de Soalala, 5 R 311 (F., Sovoky).

Est : Restes de forêts à Antandrokomby, près d'Ambatondrazaka, Peltier 979 (Fr., 6-1957) ; vestige forestier près d'Ankarahara (au P. K. 100 de la route Tananarive-Moramanga, rive gauche du Mangoro).

2. **Lasiodiscus articulatus** R. Capuron, sp. nov.

Arbor mediocris vel excelsa (ad 30-35 m alta), foliis alternis vel rarius (in eodem ramulo) oppositis, petiolatis, petiolo supra canaliculato; limbus anguste vel late ovato-ellipticus, membranaceus vel coriaceus, basi rotundatus vel obtusus, ima basi cuneatus, apice acutus vel obscure acuminatus, marginibus dentatis, basi 3-plinervius; costa et nervi basilares supra plana vel vix prominula, subtus prominentia; nervi basilares limbi apicem fere attingentes; stipulae magnae laterales vel (in foliis oppositis) interpetiolares, una alteram amplectans, acutissimae, chartaceae post casus cicatricem bene distinctam, annularem, relinquentes. Inflorescentiae axillares vel pseudo-terminales, cymosae, pedunculatae. Flores pentameri, extra glabri vel vix puberuli; sepala triangularia, intus carinata; petala unguiculata, lamina fere tam lata quam longa; stamina sub disci marginem inserta, filamentibus robustis, antheris ovatis lateraliter dehiscentibus, ut et petala post anthesin reflexa et deinde caduca. Discus glaber. Ovarium 3-loculare supra discum in stylum brevem, robustum, alternatum; stylus apice breviter 3-lobatus. Fructus



Pl. 2. — *Lasiodiscus articulatus* : **1**, rameau en fleurs; **2**, rameau feuillé (autre provenance); **3**, feuille (autre provenance); **4**, section transversale de la base des pétioles et des stipules (nœud à feuilles opposées), × 12; **5** et **6**, fleurs × 6; **7**, section longitudinale de la fleur 5, × 6; **8**, rameau en fruits; **9**, base des cloisons interloculaires subsistant sur l'axe après déhiscence × 3; **10**, graine face interne × 1; **11**, graine vue par dessous, montrant le hile elliptique × 4; **12**, graine, section transversale × 4; **13**, graine, section longitudinale; **14**, embryon × 3; **15**, embryon, un cotylédon enlevé × 3.

glaber vel pilis rarissimis instructus, basi receptaculo leviter incrassato instructus, subglobosus, 3-sulcatus. Semina generis.

Typus specici : 23591-SF.

Le *Lasiodiscus articulatus* est une espèce très largement répandue à Madagascar et qui se retrouve aux Comores. Sur cette aire très vaste l'espèce présente bien entendu des variations assez importantes, aussi avons-nous préféré ne pas donner les dimensions des divers organes dans la diagnose. Malgré sa variabilité l'espèce est toujours très facilement reconnaissable à ses feuilles triplinerves et à ses rameaux munis, au niveau des nœuds, des cicatrices annulaires très nettes laissées par les stipules après leur chute (les rameaux paraissent ainsi articulés d'où le nom spécifique que nous avons adopté).

Les jeunes rameaux, les stipules, les pétioles ainsi que les trois nervures principales à leur face inférieure sont glabres ou munis d'une pubescence constituée de cils courts apprimés, le plus souvent peu denses et peu visibles, parfois (échantillons du Sambirano) très denses et donnant alors une teinte fauve doré aux organes. Cette pubescence disparaît en majeure partie sur les organes adultes.

Les feuilles sont la plupart du temps alternes mais, sur un même rameau (surtout échantillons du Sambirano) on peut trouver quelques feuilles strictement opposées.

Les stipules, toujours au nombre de deux par nœud, sont latérales dans le premier cas, interpétiolaires dans le second. L'une des stipules embrasse l'autre et leur ensemble forme, au sommet des rameaux, un argot très aigu long de 7 à 15 mm.

Le pétiole mesure 4-10 mm de longueur en général; il est largement et peu profondément canaliculé dessus dans sa moitié terminale. Le limbe dont la consistance varie de submembraneux à coriace (sur le sec) est en général ovale elliptique, parfois étroitement, parfois largement, plus rarement elliptique. Ses dimensions varient de (3-)6 à 15 cm de longueur sur (1,5-)2-6 cm de largeur, le rapport longueur largeur variant de 1,5 à 3 et se trouvant le plus souvent entre 2 et 2,5. La base du limbe est obtuse ou parfois arrondie mais se termine presque toujours brusquement en un coin décurrent sur le haut du pétiole; le sommet s'atténue en pointe ou en acumen très net, acumen à pointe mousse. Les deux nervures basilaires latérales naissent à la base du limbe et atteignent plus ou moins son sommet : très bien marquées jusque vers le quart ou le cinquième supérieur de la feuille elles s'amincissent beaucoup au-delà et forment alors en général des arcs d'anastomose avec de fines nervures secondaires nées de la nervure principale (dans les *Bathiorhamnus* les nervures basales atteignent le sommet de la feuille en conservant à peu près leur épaisseur sur tout leur parcours). Des nervures secondaires, souvent à peine distinctes du réseau relient la nervure principale aux latérales; de même quelques nervures naissent des latérales et forment, vers l'extérieur, des arcs d'anastomose au voisinage des marges. Les marges sont dentées,

le plus souvent assez finement, d'autre fois grossièrement; le sommet des dents est muni d'une glande conique caduque.

Les inflorescences sont axillaires ou pseudoterminales en cymes irrégulièrement dichotomiques en général plus courtes que les feuilles axillantes (elles sont très variables et mesurent 1 à 5 cm de longueur dont 0,3 à 2,5 cm pour le pédoncule).

Les axes sont hérissés d'une très courte pubescence peu visible, plus dense sur les axes supérieurs.

Les fleurs ont 6-7 mm de diamètre, dont 2,5-3 pour le réceptacle. Les sépales, munis sur leur face supérieure d'une haute carène médiane ont environ 2 mm de largeur à la base et 2,5 mm de hauteur. Les pétales, blancs sur le vif ont 1,5-1,8 mm de long et s'atténuant plus ou moins brusquement en onglet à la base; leur lame, presque aussi large que haute encapuchonne les anthères. Les étamines ont 1,7-2 mm de longueur dont 0,7-1 mm pour l'anthère. D'abord dressées les étamines se réfléchissent complètement vers l'extérieur ainsi que les pétales. Le disque, de 2-2,5 mm de diamètre est complètement glabre; il est assez fortement échancré au droit des étamines et les lobes interstaminaux sont très légèrement sinués. L'ovaire, à 3 loges, est noyé dans les tissus qui remplissent le réceptacle; seul dépasse, au-dessus du disque un gros style d'abord très court puis s'allongeant en cône à trois lobes stigmatiques. Le réceptacle s'accroît légèrement mais reste presque plan sous le fruit; celui-ci est donc presque totalement supère; il est globuleux ou un peu déprimé, nettement 3-sulqué dans sa moitié supérieure, et mesure 8-14 mm de diamètre. A la déhiscence une grande partie des cloisons interloculaires reste fixée à l'axe. L'exocarpe se sépare de l'endocarpe. Les graines largement obovales ou presque orbiculaires (6-9 mm de longueur et de largeur), très épaisses, à face externe bombée et légèrement carênée dans le haut sur la ligne médiane ont un tégument de couleur acajou. Le hile, largement elliptique, mesure environ 1 × 0,8 mm.

Le *Lasiodiscus articulatus*, par ses feuilles 3-nervées, paraît se rapprocher du *Lasiodiscus Gillardinii* Staner du Congo Belge mais dans celui-ci, les feuilles sont normalement opposées (elles ne le sont que parfois dans l'espèce malgache) et les inflorescences sont des ombelles densément hirsutes; son fruit demeure inconnu.

Au *Lasiodiscus articulatus* nous rapportons les échantillons suivants :

Est : Andrakaraka, au Sud-Est d'Antalaha, 906-R 1 (F.); Farankaraina, à l'Est de Maroantsetra, 143 R 199 (F., Telotritry); Ambinanitelo, près d'Ambohimarina, Saranambana, Fénérive, 5 R 409 (F., Maroankoditra); vallée de la Sahamamy, Anivorano, Brickaville, 10892-SF (F., Bois, Makaliona); bassin du Mangoro forêt située à 10 km à l'Est de Marovoay, Moramanga 18784 bis-SF (F.); Restes de forêts, sur latérites de basaltes, entre Farafangana et Manombo, vers les P. K. 18-20, 23591-SF (Fl., 14-17-10-1964), 23616-SF (Fl., Fr. imm., id.); forêt de Manombo, au Sud de Farafangana, 9486-SF (Fr., 27-11-1953, Tamenakalahy), 13974-SF (F., Bois); Mahatsinjoriaka, Ihorombe, Farafangana, 12934-SF (Fr., 21-1-1955, Ravinovy); pentes supérieures du massif du Vohitsiandriana, au Sud-Ouest de Fort-Dauphin, s. nº R 4 (F.), 22386-SF (Fl., 11-I-1963).

CENTRE : Gorges de la Maevarano, en amont de Mangindrano, vers 1300-1400 m d'alt., 3006-SF et Humbert et Capuron 25346 (parts d'un même échantillon) (Fr., 12-2-1951, Hazomahogo); massif d'Analabe, entre Bealanana et Mangindrano, 18713 bis-SF (F.); forêt d'Antsirakambolozatsy, près d'Ankarany, Antsirabe, Mandristara, 108-R 301 (F., Hazombatritry); Forêt à 10 km à l'Est de Marovoay (Moramanga), 18784 bis-SF (F.); Sahamaloto, au N. O. de Périnet, 34 R 172 (F., Bois, Hazomamy); Analamanary, Ihosy, 15 R 239 (F., Tsiandalana ou Tsimahafoitompo); Kalambatitra, près d'Ampifinala, Betroka, 5-R 87 (F., Tsiandala).

SAMBIRANO : vallée de la Beandrona, à l'Est d'Ambanja, 18917-SF (Fl. jeunes, 9-11-1958).

COMORES : Grande Comore : Nioumbadjou, vers 800 m d'alt., 85-R. 15 (F., Bidjo), s. n° R. 1 (F., id.), 16520-SF (Fr., Bois, 16-2-1957, id.), 16521-SF (Fl., Fr., Bois, 16-2-1957, id.).

MISE AU POINT DU GENRE *LETESTUDOXA* PELLEGRIN ANNONACÉE DU GABON

par Annick Le Thomas

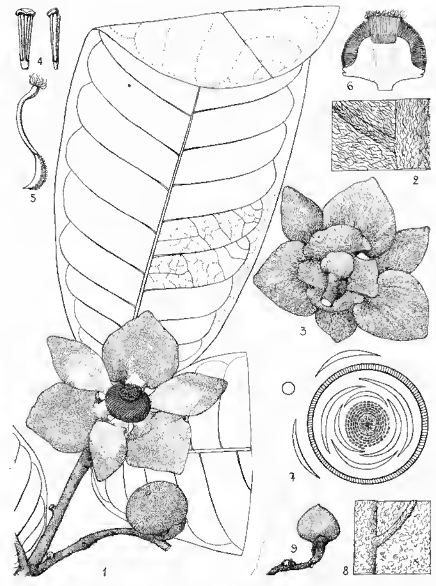
Créé en 1920 par Pellegrin, sur des plantes gabonaises représentées de façon assez médiocre par les seuls types des deux nouvelles espèces, le genre *Letestudoxa* est classé parmi les Uvariées en raison de ses pétales imbriqués dans le bouton, voisin du genre africain *Pachypodanthium* dont il se différencie cependant très nettement.

Ce sont des lianes à indument de poils simples, à fleurs ⚥ solitaires, à pédicelle muni de deux bractées alternes n'enfermant pas le bouton floral. Le calice présente une disposition particulière que l'on ne trouve que très rarement chez les Annonacées, seulement dans quelques espèces du genre américain *Anaxagorea;* en effet, il enveloppe totalement le bouton floral en une sorte de capuchon et se déchire par une fente ± circulaire en donnant un anneau irrégulier, longtemps persistant à la base du fruit. Les pétales, imbriqués dans le bouton, sont disposés en deux verticilles alternes après l'anthèse.

Au moment où il décrit ce genre, Pellegrin distingue deux espèces différentes par la forme des feuilles et leur pilosité : *L. bella* (Le Testu 1637) et *L. grandifolia* (Le Testu 1442). En 1948 (Bull. Soc. Bot. Fr. **95**: 137), il attribue à l'une ou l'autre de ces deux espèces de nouveaux échantillons arrivés au Muséum de Paris, parmi lesquels nous ne reconnaissons qu'une homogénéité partielle.

En effet, si nous regardons seulement les deux types de ces espèces, il est vrai que la feuille de *L. grandifolia* est plus allongée que celle de *L. bella*, mais si nous considérons l'ensemble du matériel concernant ces deux espèces nous trouvons tout un lot de spécimens homogéne, à feuilles oblongues, de 15-17 cm de long, aiguës ou courtement acuminées au sommet, arrondies à la base. Seul le type de *L. bella* a des feuilles plus petites (8 cm de long) mais toutes ont la même pubescence à la face inférieure, constituée de petits poils roux, courts, frisés, quelquefois fasciculés et tendant à disparaître sur les feuilles adultes qui peuvent devenir totalement glabres. Par ailleurs, dans tous ces échantillons, le bouton floral est subconique, muni d'une petite pointe au sommet. et sur le pédicelle de deux bractées ovées-lancéolées, aiguës.

Nous pensons donc pouvoir établir la synonymie qui suit :



Pl. 1. — *Letestudoxa lanuginosa* Le Thomas : **1**, feuilles et fleurs × 1/2 ; **2**, détail de la pilosité, face inférieure de la feuille × 4 ; **3**, fleur vue de dessous × 1/2 ; **4**, étamine × 4 ; **5**, carpelle × 3 ; **6**, Coupe longitudinale du réceptacle ; **7**, diagramme floral. — *Letestudoxa bella* Pellegrin : **8**, détail de la pilosité, face inférieure de la feuille × 4 ; **9**, bouton floral × 2/3 (1-7, Le Testu 9320 ; 8-9, Le Testu 8362).

Letestudoxa bella Pellegrin.

PELLEGRIN, Bull. Mus. Paris : 655 (1920); Fl. Mayombe, **1** ; 14, pl. 4, fig. 1-7 (1924); Bull. Soc. Bot. Fr. **95** : 137 (1948); R. E. FRIES in ENGLER et PRANTL, Nat. Pflanzenf. ed. 2, **17 a**, 2 : 59 (1959).
— *Letestudoxa grandifolia* PELLEGRIN, Bull. Mus. Paris 656 (1920); Fl. Mayombe, **1** : 11, pl. 1, fig. 8 (1924).

MATÉRIEL EXAMINÉ :

Le Testu 1412, Hou Micongu, Mayombe Bayaka, j. fr., nov. — 1637, Midouuga, forêt du Mayombe Bayaka, fl., oct. (Holotype P!) — 5509, 6336, Moncongo entre Mitingo et Bundyanguila, Haute Ngounyé, fl., sept-oct. — 8362, 8383, Bouciubi, Moucomlo, région de Lastoursville, fl., sept. — 9364, Essone, rivière Nkam, affluent de l'Abanga, fl., nov.

Par contre, parmi les échantillons de Le Testu rapportés par PELLEGRIN à *L. bella*, deux numéros : 9320 et 9570 s'isolent nettement. Les feuilles dans l'ensemble plus grandes, 15-25 cm de long sur 5,5-12 cm de large, sont nettement arrondies au sommet, parfois même émarginées; elles présentent la même texture coriace que *L. bella*, sont glabres au-dessus, mais la pilosité de la face inférieure est très différente. Ce sont de longs poils roux, simples et enchevêtrés, *formant un revêtement laineux persistant même chez les feuilles adultes.* D'autre part, les rameaux sont plus épais que dans le reste du matériel et veloutés. Le bouton floral n'est plus subconique et apiculé au sommet mais subglobuleux-aplati et arrondi au sommet. Le pédicelle est muni de deux grandes bractées très largement ovées à semi-orbiculaires, de 7-13 mm de long sur 10-15 mm de large, arrondies au sommet. Les fleurs sont semblables à celles de *L. bella* mais encore plus grandes avec des pétales internes plus étroits.

Nous décrivons donc ces échantillons remarquables comme une espèce nouvelle du Gabon :

Letestudoxa lanuginosa Le Thomas, sp. nov.

Letestudoxa bella PELLEGRIN p.p., quoad Le Testu 9320, 9570, Bull. Soc. Bot. Fr. **95** : 137 (1948).

Scandens, ramulis crassis, velutinis, ferrugineis. Folia breviter petiolata, petiolo crasso, 7-10 mm longo, dense rufo-lanato; lamina coriacea, oblonga vel obovato-oblonga, 14-25 cm longa, 5,5-12 cm lata, basi rotundata vel subcordata, apice rotundata vel emarginata; pagina superiore glabra, pagina inferiore dense lanata, lana persistente; nervi secundarii utrinsecus 15-18 parum obliqui ascendentes.

Flores solitarii, paulo supra folia orti, pedicello crasso, 8-12 mm longo, rufo-pubescenti, bracteis duobus alternis late ovatis vel semiorbiculatis, 8-13 mm longis, 10-15 mm latis, dense pubescentibus munito. Alabastra subglobosa, leviter complanata, apice rotundata, dense rufo-pubescentia. Calix utrinsecus ferrugineus lanatus, alabastrum includens deinde laceratus haud in sepalis distinctis divisus. Petala 6, in alabastro in ordinibus duobus imbricata, utraque pagina sericea, externis late ovatis 4,5-5,5 cm longis,

3,5-5 cm latis, basi unguiculatis, internis angustioribus, ovato-oblongis, 4,5 mm longis, 1,5-2,5 cm latis. Stamina numerosissima, subsessilia, 5 mm longa, connectivo puberulo ultra thecas oblongas dilatato et truncato. Carpella numerosa conferta, gracilia, 10 mm longa, basi in apice depresso receptaculi convexi semiinclusa, ovario 3 mm longo, puberulo, stigmato capillato. Ovulum unicum e basi loculi erectum.

Fructus ignotus.

Type de l'espèce : Le Testu 9320, Ncout, environs de Mitzic. Liane. Fleurs d'un rose foncé, 13 octobre 1933 (Holotype P!).

Autre matériel :

— Le Testu 9570, Oyeun. Fleurs d'un vieux rose incertain, plutôt d'un rouge orangé. 7 mai 1934.

Cette très belle espèce, à grandes fleurs rose-rouge, a été récoltée dans la région du Nord-Gabon qui chevauche les bassins du haut Woleu et de la Lara. Son aire semble donc beaucoup plus restreinte que celle de *L. bella*, à grandes fleurs jaunes, que l'on trouve dans la même région, ainsi qu'aux environs de Tchibanga et de Lastoursville.

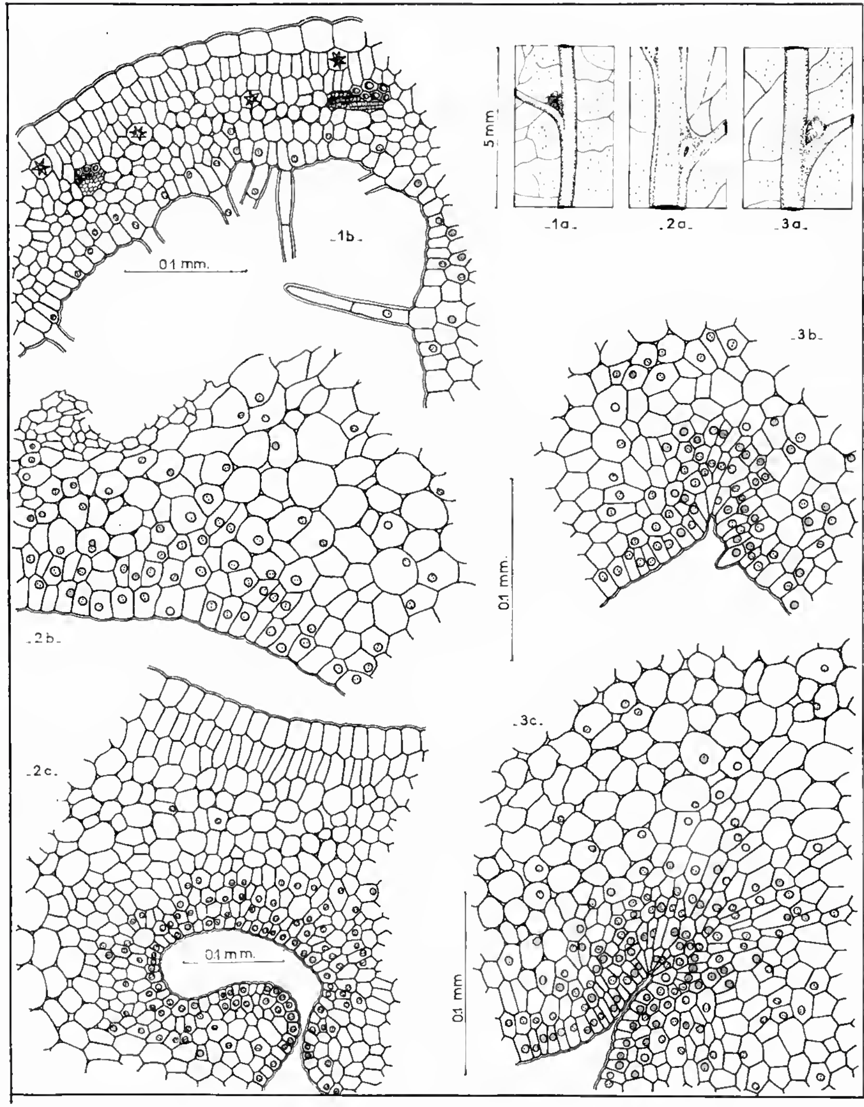
SUR LA STRUCTURE ANATOMIQUE ET L'ONTOGÉNÈSE DES ACARODOMATIES ET LES INTERPRÉTATIONS MORPHOLOGIQUES QUI PARAISSENT S'EN DÉGAGER

par Mlle Tô Ngọc Anh

C'est essentiellement dans le cadre des théories symbiotiques — nées à une époque où l'on attachait une importance fondamentale à la notion de symbiose — qu'ont été conçues la plupart des hypothèses cherchant à interpréter les « acarodomaties ». Depuis Lundstroem (1886), bien des auteurs ont cherché à expliquer l'utilité que pouvait avoir pour la plante la présence des Acariens « symbiotes », vivant dans ces formations, et auxquels on attribuait le rôle, soit d'éliminer des spores, des algues, des filaments mycéliens, qui auraient été nuisibles à la plante, — soit même de lutter contre de petits animaux nuisibles, tels que des Acariens cécidogènes. D'autres auteurs avaient au contraire imaginé l'utilité de ces formations dans une fonction physiologique (telle que des échanges hydriques) dont elles auraient été le siège.

Si certains botanistes avaient envisagé, pour ces acarodomaties, une origine induite (en totalité ou du moins en partie) par une action morphogène des Acariens, d'autres, comme Chevalier et Chesnais, les considéraient au contraire comme des structures naturelles de la plante. L'absence de morphoses de type cécidien, soulignée par Schnell puis par Vroumsia, est un argument en faveur d'une telle interprétation. Encore importait-il de pouvoir, sur la base de faits précis, tenter une interprétation morphologique qui, dans le cadre de l'ontogénie et de la phylogénie de la feuille, pourrait expliquer l'existence de ces structures extrêmement répandues, avec une morphologie très constante, dans des familles végétales très diverses et sans parenté taxinomique, répartition très vaste qui plaide pour une signification des acarodomaties soit sur le plan biologique, soit sur le plan de l'architecture de la feuille.

Si l'aspect biologique des acarodomaties — essentiellement dans le cadre d'une symbiose hypothétique avec des Acariens — a été surtout développé par les auteurs anciens, l'étude anatomique précise, et surtout l'ontogénie de ces formations ont été presque totalement négligées, à part de rares travaux anatomiques (comme ceux de Chevalier et Chesnais) et une brève étude ontogénique des domaties de *Coprosma* par Miss Greensill. Comme l'a souligné Schnell (1964), il importait de reprendre le problème des domaties sur une base nouvelle, avec les



Pl. I. — Domatie de *Gardenia thunbergia* Hiern (Rubiacée) : **1 a**, Face inférieure de la feuille avec domaties en touffes de poils; **1 b**, Détail d'une coupe transversale du limbe adulte passant par une domatie. On notera l'étroitesse des cellules (de l'épiderme et du tissu sous-jacent) au niveau de la domatie. — **2**, Domatie de *Coffea arabica* L. (Rubiacée) : **2 a**, Face inférieure d'une feuille avec domatie âgée; **2 b**, Détail d'une coupe transversale du limbe à l'aisselle des nervures, à l'emplacement de la future domatie (feuille jeune, longue de 4 à 5 mm); **2 c**, Détail d'une coupe transversale d'un limbe plus âgé (feuille longue de 10 à 20 mm), passant par une domatie encore jeune. Les cellules de petite taille à rapport nucléo-plasmatique élevé, sur le pourtour de la cavité, sont particulièrement visibles. — **3**, Domatie de *Coffea robusta* Linden : **3 a**, Face inférieure d'une feuille avec domatie âgée; **3 b**, Détail d'une coupe transversale du limbe passant par une très jeune domatie (feuille longue de 5 mm environ). La cavité de la domatie est encore à peine esquissée. Au contact de cette cavité on observe un massif de cellules petites, à rapport nucléo-plasmatique élevé; **3 c**, Détail d'une coupe transversale du limbe passant par une domatie un peu plus âgée (feuille de 10 mm de longueur). La cavité de la domatie est déjà plus accentuée et le massif de cellules de petite taille est encore très net à ce stade.

méthodes et les points de vue de la morphologie, et dans le cadre des interprétations de la feuille.

C'est le but que nous nous sommes proposé pour les domaties axillaires de nervures d'un certain nombre de plantes tropicales et tempérées, laissant de côté les domaties en ourlet, moins fréquentes et de signification morphologiques apparemment très différente (la structure, en général, ne s'y différencie pas de celle du reste du limbe).

Les feuilles très jeunes des diverses espèces de *Coffea* (*C. arabica* L., *C. Dewevrei* De Wild. et Dur., *C. excelsa* A. Chev., *C. liberica* Hiern, *C. myrtifolia* Roxb., *C. robusta* Linden, *C. stenophylla* G. Don) ne présentent encore aucune différenciation particulière à l'emplacement des futures domaties. Lorsque la feuille atteint 5 à 8 mm de longueur, les domaties commencent à être reconnaissables, sous la forme de petites dépressions à l'aisselle des nervures.

Dans les stades ultérieurs, on voit se maintenir, au niveau de la domatie, un massif de cellules plus petites que celles du reste du mésophylle, plus ou moins allongées et étroites, et pourvues d'un noyau relativement gros, très colorable par la safranine. Ces cellules ont manifestement conservé des caractères juvéniles, témoignant d'un retard de développement par rapport au reste des tissus du limbe.

Ces faits s'accordent avec l'idée d'une individualisation des domaties en cryptes ou en fossettes par l'effet d'une simple différence de croissance des tissus, à leur niveau et dans le reste du mésophylle.

En ce qui concerne les domaties en touffes, également axillaires de nervures, les faits se présentent de façon tout à fait homologue. Déjà la figure publiée par LUNDSTROEM avait fait ressortir, chez *Tilia*, l'étroitesse des cellules épidermiques au niveau de la domatie, et la petitesse des cellules sous-jacentes. Chez *Gardenia thunbergia* Hiern, nous avons également pu mettre en évidence, dans le limbe adulte, la persistance de cellules plus étroites que celles des tissus voisins.

La densité de la pilosité qui caractérise ce dernier type de domaties, et peut coexister, chez d'autres, avec l'existence d'une dépression ou d'une cavité, paraîtrait, elle aussi, pouvoir s'interpréter par un retard de croissance à leur niveau. Comme l'avait déjà souligné A. P. DE CANDOLLE (1827, p. 111), des limbes initialement couverts d'un indumentum dense n'ont plus, à l'état adulte, que des poils épars, en raison de la croissance en surface du limbe. On peut ainsi penser que la densité des poils au niveau de certaines domaties pourrait être le résultat de la moindre croissance en surface à leur niveau.

Par leur localisation à l'aisselle des nervures secondaires — et parfois aussi aux bifurcations de celles-ci — les « acarodomaties » se rapprochent de certaines glandes. La persistance à leur niveau d'un massif de cellules à caractères jeunes vient apporter un élément de plus en faveur de cette comparaison[1]. Enfin on pourrait rappeler que, comme l'avait déjà sou-

1. Divers travaux, et notamment ceux de Mlle F. BERNHARD (1964), et de G. CUSSET (1964), ont souligné, chez un certain nombre de glandes foliaires, la présence, sous l'épiderme sécréteur, d'un tissu à petites cellules à caractères également juvéniles.

ligné A. P. De Candolle (1827), bon nombre de glandes ont une surface déprimée, fait que l'on peut rapprocher de la structure plus ou moins nettement en creux de la plupart des domaties.

Il ne saurait évidemment être question, malgré ces analogies, d'homologuer les acarodomaties à des glandes[1] — malgré les cas apparemment transitionnels que paraîtraient constituer les domaties d'*Anacardium occidentale* et celles de certaines Diptérocarpacées (Guérin, 1906), dans lesquelles ont été mentionnés des poils à aspect glanduleux — structure qui mériterait d'être revue et précisée. Il y a en effet, par ailleurs, des différences fondamentales entre les domaties et les glandes, à commencer par l'existence d'un épiderme sécréteur, généralement plus ou moins palissadique, dans ces dernières. Mais les analogies soulignées ouvrent la porte à l'hypothèse suivant laquelle acarodomaties et glandes foliaires pourraient avoir une origine phylogénique (plus ou moins lointaine) comparable.

Par leur localisation aux bifurcations des nervures, les acarodomaties peuvent être rapprochées également des méristèmes des bourgeons épiphylles (Fougères, *Cardamine*...). Mais ici les ilôts de cellules jeunes sont susceptibles de proliférer pour donner une jeune plante, alors que chez les domaties ils restent inactifs.

Toujours est-il que, — tant par leur localisation aux angles des nervures que par leurs massifs de cellules jeunes se maintenant assez tardivement — ces diverses formations paraissent exiger, pour être pleinement interprétées, un recours aux théories morphologiques de la feuille et sembleraient en accord avec les hypothèses qui voient en celle-ci le résultat de la coalescence d'un système d'axes. La constance très remarquable de cette localisation des acarodomaties à l'aisselle des nervures[2], dans des familles très diverses, sans parenté taxinomique, plaide évidemment en faveur d'une signification morphologique des domaties dans l'architecture de la feuille et de leur origine à partir de structures anciennes.

Ainsi repris sur des bases nouvelles, le problème des acarodomaties se trouve fort loin de certaines hypothèses anciennes qui voyaient dans ces formations le résultat d'une action morphogène d'Acariens symbiotes, ou des structures utiles à la plante en raison d'une hypothétique symbiose avec ces petits animaux.

Index bibliographique sommaire

Bernhard, F. — Contribution à l'étude des glandes foliaires chez les Crotonoïdées (Euphorbiacées). (Thèse Doctorat de 3e Cycle, Paris, 1964, ronéotypé, 105 p., 18 pl.).

Candolle, A. P. De. — Organographie végétale (I, 1827).

Chevalier, Aug. et Chesnais, F. — Sur les domaties de feuilles de Juglandacées. C. R. Ac. Sc., Paris, **213** : 389-392 (1941).

1. L'hypothèse d'une origine des acarodomaties à partir de glandes modifiées avait été soutenue par Delpino (1886) puis par Ross (1894).

2. Rappelons que nous avons, au début de cet article, éliminé de notre étude les « domaties en ourlet », très différentes des domaties axillaires.

CHEVALIER, Aug. et CHESNAIS, F. — Nouvelles observations sur les domaties des feuilles de Juglandacées, *Ibid.* **213** : 497-501 (1941).

CUSSET ,G. — A propos des nectaires extra-floraux. Introduction à l'étude morphologique de la feuille des Passifloracées. (Thèse Doct. 3e Cycle, Paris, 1964; Rev. Gén.. Bot. (1965).

GREENSILL, N. A. R. — Structure of leaf of certain species of *Coprosma*. (Trans. New. Zeal. Inst. **35** : 342-355, pl. 41-44 (1902).

GUÉRIN, P. — Sur les domaties des feuilles de Diptérocarpacées. (Bull. Soc. Bol. Fr. **53** : 186-192 (1906).

LUNDSTROEM, A. N. — Von Domatien. Pflanzenbiologische Studien. II. Die Anpassung der Pflanze an Thiere. (Nova Acta Reg. Soc. Upsal, sér. 3, **13** (1887).

PENZIG, O. et CHIABRERA, C. — Contributo alla conoscenza delle piante acarofile. (Malpighia **17, 18** : 429-487, pl. XVI-XVIII (1903).

ROSS, H. et HEDICKE. — Die Pflanzengallen (Cecidien) Mittel- und Nord-Europas. (Iena : 60-62 (1927).

SCHNELL, R. — Sur une galle foliaire d'un *Wendlandia* (Rubiacée) du Cambodge en rapport avec la question des domaties. (Journ. Agr. Trop. et Bot. Appl. **7,** 11 : 539-559 (1961).

SCHNELL, R. — Le problème des acarodomaties. (Marcellia **31,** 2 : 95-107 (1963).

TO NGOC ANH. — Contribution à l'étude anatomique et ontogénique de quelques domaties. (Thèse Doct. 3e Cycle, Paris, 1964, ronéotypé, 63 p., 15 pl.).

VROUMSIA, T. — Contribution à l'étude des domaties chez différents groupes de plantes tropicales. (Thèse Doct. 3e Cycle, Paris, 1961, ronéotypé, 129 p.).

WILDEMAN, E. DE. — *Dioscorea* alimentaires et toxiques. Morphologie et biologie. Espèces et variétés congolaises. (Mem. Inst. Roy. Col. Belge **7,** série 8 (1938).

SUR DEUX *APONOGETON* DIOIQUES D'AFRIQUE ET MADAGASCAR

par J. Bosser[1] et J. Raynal

Le genre *Aponogeton* L. f. compte environ 35 espèces, originaires principalement d'Afrique méridionale et orientale, de Madagascar et d'Asie du Sud-Est. Les fleurs dans ce genre sont très généralement hermaphrodites, 3 espèces seulement faisant jusqu'ici exception : *A. Rehmannii* Oliv., *A. spathaceus* E. Mey. ex Hook. f. et *A. nudiflorus* Peter, toutes trois sud- ou est-africaines.

Les deux espèces dont il sera ici question présentent ce rare caractère, ainsi que d'autres points d'affinité; c'est ce qui nous a déterminés, malgré l'origine éloignée et la découverte indépendante de ces deux plantes, à réunir leurs descriptions dans le présent article.

La première d'entre elles a déjà, à vrai dire, été décrite, sous le nom d'*Aponogeton oblongus* Troupin, de la partie septentrionale du Congo-Léopoldville. Malheureusement ce nom est illégitime du fait de l'existence d'un homonyme antérieur, *A. oblongus* Peter. La nécessité de renommer l'espèce, jointe à la récolte récente par J. Audru, dans le Sud-Ouest du Tchad, d'un spécimen plus complet, tout à fait conspécifique de la plante du Congo, sont les raisons de la nouvelle description ci-dessous :

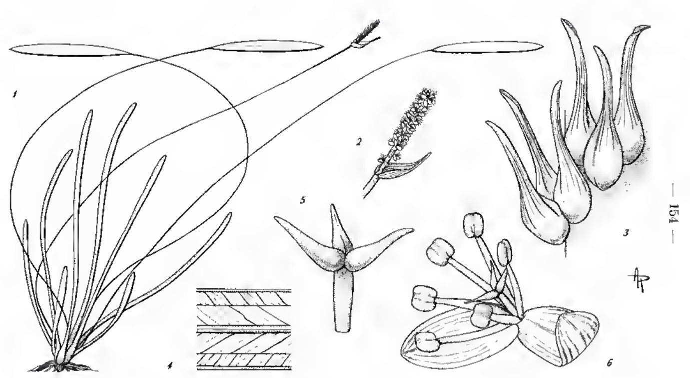
Aponogeton Troupini J. Raynal, *nom. nov.*[2]

— *Aponogeton oblongus* G. Troupin, Bull. Jard. Bot. Etat Bruxelles **23** : 224 (1953), *non* A. Peter, Abh. Ges. Wiss. Göttingen **13**, 2 : 9 (1928), *nomen*; Repertor. Spec. Nov. Beihefte **40**, 1, Anhang : 10 (1938).

Herbe aquatique enracinée, vivace par un tubercule ± globuleux de 5-8 mm de diamètre sur le sec, portant à sa partie supérieure un chevelu dense de racines nombreuses et fines. *Feuilles* toutes radicales, de deux sortes, les *submergées sessiles*, linéaires, larges de 2-5 mm, ± charnues-fistuleuses, à section transversale en ellipse aplatie, longues de 10-20 cm, obtuses à l'apex. *Feuilles flottantes* à pétiole long de 40-60 cm, large d'environ 1 mm, portant un limbe oblong-lancéolé, long de 8 × 10 cm,

1. Directeur de Recherches, O.R.S.T.O.M.

2. Nous adoptons intentionnellement la graphie *Troupini;* la Recommandation 73 C, parag. (b), du Code de Nomenclature (ed. 1961) est en effet incomplète : non seulement les noms se terminent par *-er*, mais également beaucoup de noms se terminant par une autre consonne, comme *l*, *n* ou *t*, normalement latinisés en *-us* et non en *-ius*, prennent de ce fait, au génitif, un seul *i* (Ex. : *Cortusa Matthioli* L., *Melica Bauhini* All., *Calepina Corvini* Desv., etc...). Pour la graphie correcte de tels noms, se référer à Linné, Philosophia Botanica : 2 sqq. (1751).



Pl. 1. — *Aponogeton Troupini* J. Raynal : **1**, vue d'ensemble d'un pied ♀, × **1/3**; **2**, épi ♂, × 1 ; **3**, deux fleurs ♀, × 15; **4**, détail de la nervation des feuilles flottantes (face inf.), × 3; **5**, pistillode × 30; **6**, fleur ♂ × 15. Dessin de A. Raynal.

large en son milieu de 7-10 mm, obtus ou même arrondi à l'apex, courtement mucroné. Limbe à faces dissemblables, la supérieure d'un vert-jaune clair uniforme, sans nervures apparentes, l'inférieure glaucescente, à 3 ou 5 nervures principales reliées par de nombreuses nervilles parallèles faisant avec les nervures un angle de 30-45°.

Inflorescence venant s'épanouir à la surface de l'eau, à l'aisselle d'une bractée spathacée persistante, au sommet d'un long pédoncule naissant à l'aisselle d'une feuille radicale. *Pédoncule* à partie inférieure très fine (0,5 mm diam.), blanchâtre ou ± teintée de violet comme la base des pétioles (couleur due à la vase du fond de la mare?); partie moyenne linéaire, verte, d'environ 1 mm de diamètre; partie supérieure épaissie jusqu'à un diamètre de 2 mm dans les derniers centimètres sous l'inflorescence. Inflorescences *unisexuées* (plantes très vraisemblablement dioïques), constituées d'un épi unique cylindrique, de 4-5 mm de diamètre, long de 2-3 cm. *Spathe* ovale-lancéolée, membraneuse ± hyaline dans sa moitié inférieure, se prolongeant en un acumen vert étroitement triangulaire, obtus à l'apex, longue au total de 15-25 mm, *persistant jusqu'à la fanaison ou la fructification. Fleurs* sessiles densément insérées tout autour de l'axe. *Fleur* ♂ à 2 tépales latéraux ovales-oblongs, obtus à l'apex, jaunâtres, de 2,2 × 1 mm, à 5 nervures longitudinales principales plus foncées et quelques autres plus fines, non reliées entre elles. *Étamines* 6, libres, à filets linéaires longs de 1,3 mm, anthère biloculaire, subquadrangulaire, de 0,4 × 0,4 mm, à déhiscence par fentes longitudinales. *Pistillode* composé de 3 carpelles restant rudimentaires, *portés par un gynophore central* long de 0,5-0,6 mm. *Fleur* ♀ *dépourvue de périanthe*, réduite aux 3-4 carpelles sessiles, utriculiformes, à base renflée longue de 1-1,2 mm, s'atténuant en un bec stylaire comprimé dorso-ventralement, long de 1-1,5 mm, dressé, marqué de quelques nervures foncées s'évanouissant vers le milieu de la partie renflée du carpelle. L'infrutescence simule, par ses carpelles densément insérés et les styles tous orientés vers le haut, un épi ♀ de *Carex* subgen. *Carex*. Graines immatures oblongues, longues de 0,6 mm, généralement 4 par carpelle (Pl. 1).

Répartition géographique :

— Congo-Léopoldville : *Dewulf* 174, Bas-Uele, mare temporaire sur affleurement rocheux en savane, oct. 1934 (holotypus, BR!).

— Tchad : *Audru* 1222, Danamadji (région de Moundou), mare sur cuirasse latéritique, dans 50 cm d'eau, 15.9.1964 (herb. Institut d'Élevage et Médecine Vétérinaire des Pays tropicaux, Maisons-Alfort!; dupl. P!).

La description ci-dessus est essentiellement tirée de l'échantillon *Audru* 1222; elle ne diffère de celle du spécimen congolais que par quelques dimensions, dont certaines furent sous-estimées par Troupin dans sa description originale en raison de la pauvreté du matériel-type; ce dernier comprend seulement des fragments détachés de la base de la plante, celle-ci manquant totalement (un fragment unique appartient cependant à une feuille de type submergé, bien que l'auteur ne mentionne pas ce

dimorphisme foliaire, bien visible dans l'échantillon du Tchad, et d'ailleurs normal dans le genre et beaucoup d'autres hydrophytes).

Sur la diécie de cette espèce, TROUPIN ne se prononce pas nettement, à cause de l'état du matériel (il indique pourtant dans la diagnose latine : *herba unisexualis*). Dans le matériel d'AUDRU, les seuls pieds entiers portent des inflorescences uniquement ♀; nous n'avons que des inflorescences ♂ isolées, certainement pas détachées des pieds ♀ conservés; en l'absence cependant de plantes ♂ entières, il est impossible de dire en toute certitude que la plante est dioïque, ce qui nous paraît néanmoins extrêmement probable, surtout si l'on envisage les affinités évidentes qui lient notre plante aux *A. nudiflorus* et *A. dioecus*, tous deux dioïques.

Vu la rareté du matériel connu, *Aponogeton Troupini* semble être une espèce peu fréquente, qu'il faudra rechercher dans les régions voisines (y compris Cameroun et République Centrafricaine, où existent des biotopes favorables); on remarquera l'identité des milieux où furent récoltés les deux spécimens connus, ainsi que l'époque de floraison : septembre-octobre, soit en fin de saison humide; la plante est probablement très fugace, comme tant d'autres de ces milieux temporairement inondés floristiquement si riches, et disparaît totalement lors de l'assèchement des mares.

La deuxième espèce a été récoltée à Madagascar, dans le massif volcanique de l'Ankaratra, à 2 000 m d'altitude, dans de petits marigots peu profonds (25-30 cm), aux eaux acides et fraîches :

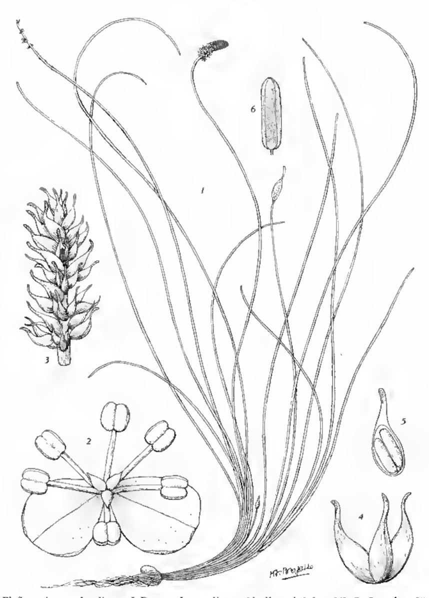
Aponogeton dioecus J. Bosser, *sp. nov.*

Herba aquatica, dioeca, perennis. Folia cylindrico-linearia 20-25 cm longa, 1,5-2 mm diam. Inflorescentia ♂ monostachya, spicata, ubique florifera, 5-6 cm longa, 5 mm diam. Bractea spathacea acuminata, caduca, 1,5 cm longa. Flores ♂ tepalis 2, rotundatis, 1-vel 3-nervibus, 2-2,5 mm longis, 2-2,5 mm latis. Stamina 6, 1,5-2 mm longa, anthera late elliptica 0,5 mm longa. Carpella rudimentaria 3. Inflorescentia ♀ ut inflorescentia ♂, 1-1,5 cm longa. Flores ♀, tepalis nullis, carpellis 3, 2 mm longis, biovulatis. Infrutescentia 2-2,5 cm longa, folliculi ovato-oblongi, 3,5-4,5 mm longi; semina 1-2, ellipsoidea, brunnea, 2 mm longa, 1 mm diam., leviter 5-costulata.

MADAGASCAR : *J. Bosser* 10 908, mares des environs de Nanokely, route Sambaina-Faratsiho, massif de l'Ankaratra, 11.2.1960 (holotypus, P!).

C'est une *herbe dioïque*, grêle, à tubercule pérenne, globuleux ou ovoïde, petit (5-13 mm de diamètre sur le frais); racines à la partie supérieure du tubercule, charnues, blanches, glabres, de 1-1,5 mm de diamètre. *Feuilles* radicales, linéaires cylindriques, longues de 20-25 cm, de 1,5-2 mm de diamètre, s'amincissant vers le sommet subobtus ou terminé en pointe aplatie ou arrondie.

Inflorescences émergées, à pédoncule grêle, plus mince que les feuilles,



Pl. 2. — *Aponogeton dioecus* J. Bosser : **1**, vue d'ensemble d'un pied ♂ × 2/3 ; **2**, fleur ♂ × 15 ; **3**, épi ♀ × 3 ; **4**, fleur ♀ × 6 ; **5**, carpelle coupé longitudinalement × 6 ; **6**, graine × 8. Dessin de M.-D. Bergasse.

ayant jusqu'à 30 cm de long sur 1 mm de diamètre, plus étroit encore à la base. *Épis* cylindriques, solitaires. *Épi* ♂ de 5-6 cm de long sur 5 mm de diamètre, assez lâche, les fleurs de la base pouvant à l'anthèse être distantes de 2-4 mm. *Bractée* entourant l'épi jeune, blanche ou vert pâle, longue de 1,5 cm, acuminée au sommet, *tôt caduque*. *Fleurs* ♂ sessiles, à 2 tépales orbiculaires de 2-2,5 mm de long sur 2 mm de large, arrondis au sommet ou un peu échancrés, uninerves, rarement à 2-3 nervures, hyalins et teintés de vert au sommet ; 6 *étamines* à filets droits, s'allongeant progressivement et atteignant 1,5-2 mm de long, anthère vert-olive ou jaune, largement elliptique, longue de 0,5 mm; *pistillode* formé de 3 carpelles atrophiés, *sessiles*. *Épi* ♀ cylindrique, dense, plus court que les épis ♂, de 1-1,5 cm de long; *fleur* ♀ *sessile*, *nue*, formée de 3 carpelles utriculiformes, biovulés, verts, glabres, longs de 2 mm; style en bec recourbé de 1 mm. *Infrutescence* de 2-2,5 cm de long; follicule ovale-oblong, long de 3,5-4,5 mm, à bec recourbé de 1,5 mm; 1 *à* 2 *graines* par follicule, ellipsoïdes, longues de 2 mm, 1 mm de diamètre sur le frais, à 5 côtes peu saillantes (Pl. 2).

Cette espèce semble rare et n'a, jusqu'à présent, été récoltée que dans le massif de l'Ankaratra, en altitude. Nous avons pu observer deux peuplements assez importants où les pieds mâles étaient en nombre beaucoup plus grand que les pieds femelles (au moins dix fois plus). Les feuilles étaient toutes immergées et du même type, et il ne paraît pas y avoir de feuilles flottantes à limbe plan.

A. Troupini et *A. dioecus* diffèrent par les caractères suivants :

— Feuilles submergées à section circulaire chez *A. dioecus*, oblongue-elliptique chez *A. Troupini*.

— Feuilles flottantes absentes chez *A. dioecus*.

— Spathe persistante chez *A. Troupini*.

— Pistillode stipité chez *A. Troupini*, sessile chez *A. dioecus*.

— Ovules plus nombreux chez *A. Troupini*.

— Tépales à stries plus nombreuses chez *A. Troupini*.

Ils se rapprochent au contraire, entre autres, par certains caractères rares ou nuls dans les autres espèces du genre :

— la diécie, prouvée chez *A. dioecus*, extrêmement probable chez *A. Troupini*.

— les fleurs ♀ nues, caractère rapprochant nos deux espèces de *A. nudiflorus* Peter, de Tanzanie, qui s'en éloigne par contre par son inflorescence distachyée.

— l'existence d'un pistillode dans les fleurs ♂, caractère jusqu'ici signalé seulement chez *A. spathaceus* E. Mey. ex Hook. f. par Krause et Engler : dans cette espèce non rigoureusement dioïque, les fleurs peuvent être hermaphrodites, femelles ou bien (rarement) mâles par avortement des carpelles; c'est ce dernier cas qui devient la règle pour les fleurs ♂ de nos deux espèces.

Ces observations permettent de conclure à une affinité très probable de ces deux *Aponogeton* d'abord entre eux, ainsi qu'avec *A. nudiflorus*

Peter. A. Camus divise le genre *Aponogeton* en quatre sous-sections, premièrement d'après l'insertion des fleurs (tout autour de l'axe : sect. *Aponogeton* (= *Euaponogeton* A. Cam.) ou en deux rangs : sect. *Pleuranthus* A. Cam.), ensuite, dans chacune des deux sections, d'après le nombre d'épis de l'inflorescence : épi unique dans les deux sous-sections nommées identiquement *Monostachys* A. Cam. (et dont l'une, contenant l'espèce-type *A. natans* (L.) Engl. et Krause, devrait prendre le nom de subsect. *Aponogeton*); épis 2 ou plus dans les subsect. *Polystachys* A. Cam. et *Dichostachys* A. Cam.). En fait, les 3 espèces dont nous nous occupons se répartiraient alors dans deux sous-sections différentes, *A. nudiflorus* Peter ayant l'inflorescence distachyée. Ceci nous amène, étant donné l'affinité apparente de ces plantes, à émettre quelques réserves sur la valeur taxinomique des sous-sections de A. Camus, fondées sur un caractère certes très utile, par sa stabilité au niveau spécifique, pour l'établissement de clefs pratiques, mais d'intérêt probablement faible dans une classification naturelle. L'examen de la répartition géographique générale des caractères invoqués pour ce découpage infragénérique n'apporte d'ailleurs aucun argument vraiment positif en faveur de cette division.

Ouvrages consultés

1. Camus, A. — Le genre *Aponogeton* L. f., Bull. Soc. Bot. Fr. **70** : 670-676 (1923).
2. Jumelle, H. — *Aponogetonaceae*, in Humbert H., Flore de Madagascar, 23e famille, 15 pp., Tananarive (1936).
3. Krause, K. et Engler, A. — *Aponogetonaceae*, in Engler A., Das Pflanzenreich, **4**, 13, 24 pp. (1900).
4. Peter, A. — Flora von Deutsch-Ostafrika, Repert. Spec. Nov., Beihefte **40**, 1 A : 116-117, et Anhang : 9-10 (1938).
5. Troupin, G. — Plantae africanae III. *Aponogetonaceae* (Nouvelle famille pour le Congo Belge), Bull. Jard. Bot. Etat Bruxelles **23** : 223-226 (1953).

INFORMATIONS

Mr. le Professeur Maurice **Fontaine** vient d'être nommé Directeur du Muséum National d'Histoire Naturelle en remplacement de Mr. le Professeur Roger **Heim.** Celui-ci au cours de ses quinze années de direction a accompli une œuvre considérable de rénovation du Muséum et porté à un haut degré le rayonnement scientifique de cet établissement. Mr. le Professeur Roger **Heim** en particulier a toujours accordé son aide financière et morale à « Adansonia » qui lui en est reconnaissante.

*
* *

FLORE DU GABON

Vol. **11 : G. H. Amshoff, Myrtacées** (5 genres, 24 espèces). — **G. Aymonin, Thyméléacées** (6 genres, 15 espèces). — 100 p., 13 pl. — 20 F.

FLORE DU CAMEROUN

Vol. **4 : J. Koechlin, Scitaminales : Musacées** (2 g., 2 sp.), **Strelitziacées** (3 g., 3 sp.), **Zingibéracées** (8 g., 48 sp.), **Cannacées** (1 g., 1 sp), **Marantacées** (12 g., 29 sp.). — 162 p., 31 pl. — 29 F.

FLORE DE MADAGASCAR ET DES COMORES

Moustapha Hadj Moustapha Haddade, Capparidacées. — 83e famille, (8 g., 37 sp.) 71 p., 13 pl. — 12 F.

CONGRÈS

Le 91e congrès national des **Sociétés savantes** se tiendra à Rennes, France, du 1er au 5 avril.

Le VIe **Congrès forestier mondial** à Madrid, Espagne, mettra l'accent sur les problèmes des pays en voie de développement. On étudiera les ressources mondiales du bois et les besoins futurs d'après les prévisions de la F.A.O.

Le 1er **Symposium de Biologie amazonienne** aura lieu à Belom, Parà, Brésil, du 6 au 11 juin, à l'occasion du centenaire du Musée

Emilio Goeldi, institution pionnière des recherches biologiques en Amazonie.

La VIe **réunion plénière de l'A.E.T.F.A.T.** aura lieu à Uppsala, Suède, du 12 au 16 septembre. Trois sujets seront à l'ordre du jour : 1) Les progrès accomplis dans l'étude taxonomique de la flore de l'Afrique Tropicale; 2) Les progrès accomplis dans la cartographie de la flore d'Afrique Tropicale; 3) La conservation de la végétation et de ses espèces dans l'Afrique au Sud du Sahara.

⁂

ERRATUM

Tome V, fascicule 3, 1965.
Clé des espèces p. 387 :
Au lieu de *B. amphorocalyx*, lire :
B. amphorimorphum

ACHEVÉ D'IMPRIMER LE 28 AVRIL 1966
SUR LES PRESSES DE L'IMPRIMERIE
FIRMIN-DIDOT — PARIS-MESNIL-IVRY

Dépôt légal : 2e trimestre. — 1966

